Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

H. AUTRUM
MÜNCHEN

K. v. FRISCH
MÜNCHEN

H. H. WEBER
HEIDELBERG

45. BAND, 1. HEFT

MIT 24 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 30. OKTOBER 1961)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1961

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 28.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. H. Autrum, München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg 1
Postfach 3027
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

45. Band

Inhaltsverzeichnis

1. Heft

Seite

Esch, H., Über die Schallerzeugung beim Werbetanz der Honigbiene. Mit 7 Textabbildungen 1

Vorwohl, G., Zur Funktion der Exkretionsorgane von *Helix pomatia* L. und *Archachatina ventricosa* Gould. Mit 7 Textabbildungen 12

Yanni, M., Lipides and water content of the tissues of *Clarius lazera*. With 1 Figure in the Text 50

Yanni, M., Studies on carbohydrate content of the tissues of *Clarius lazera*. With 2 Figures in the Text 56

Meske, Ch., Untersuchungen zur Sinnesphysiologie von Diplopoden und Chilopoden. Mit 6 Textabbildungen 61

Khalil, F., and G. Abdel-Messeih, The storage of extra water by various tissues of *Uromastyx aegyptia* (Forskal). With 1 Figure in the Text . . . 78

Khalil, F., and G. Abdel-Messeih, Effect of water deficit and water excess on the composition of blood of *Varanus griseus* Daud 82

Dehn, M. v., Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie der Aphiden. Die Aminosäuren und Zucker im Siebröhrensaft einiger Krautgewächsarten und im Honigtau ihrer Schmarotzer 88

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 1—11 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ÜBER DIE SCHALLERZEUGUNG BEIM WERBETANZ DER HONIGBIENE*

Von

HARALD ESCH

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 23. Juni 1961)

A. Einleitung

In einer früheren Veröffentlichung (ESCH 1961) wurde eine bisher nicht bekannte Bewegungskomponente des Schwänzeltanzes der Honigbiene beschrieben: Die ganze Biene zittert während des Schwänzellaufes in kurzen, sich rhythmisch wiederholenden Vibrationsstößen. Einzelne Vibrationsstöße folgen mit einer Frequenz von durchschnittlich 30 Hz. Die Frequenz der Vibrationsbewegung selbst liegt bei durchschnittlich 250 Hz. Diese Bewegungskomponente wird im folgenden näher beschrieben.

B. Methodik

Zum Versuch wurden zwei Bienenvölker der Krainer Rasse verwendet. Sie waren während des Versuches in einem Beobachtungsstock nach v. FRISCH untergebracht. Zur Registrierung der Schwänzelbewegungen diente ein schon früher entwickeltes elektromagnetisches Verfahren (ESCH 1956), das in wesentlichen Teilen verbessert werden konnte. Es wurde auch im ersten Teil der Untersuchung der Vibrationsbewegungen benutzt. Die auf Thorax oder Abdomen des Versuchstieres geklebten Magnete wurden möglichst leicht gehalten (Gewicht unter 1 mg). Die Aufnahmespule hatte 20000 Windungen. Das der Spule nachgeschaltete Verstärkersystem bestand aus einem sehr rauscharmen Vorverstärker (V etwa 20 dB), dem Verstärker SHASTA 854 A (Beckmann) ($V = 40$ dB) und dem Aufnahmeverstärker des Tonbandgerätes Telefunken TK 70 (Stereo, 4-Spur). Die Aufnahmen wurden auf Tonband genommen und später durch den Oszillographen Philips GM 5656 mit der Philips-Voigtländer-Kamera abgefilmt. Sehr niederfrequente Bewegungen können mit dem Tonband nicht ohne weiteres festgehalten werden. Sie wurden deshalb einer Trägerfrequenz von 5000 Hz überlagert und so erst auf Tonband genommen. Beim Abspielen wurde ihnen durch einen Demodulator ihre ursprüngliche Form zurückgegeben. Kontrollaufnahmen ohne Tonbandgerät ließen erkennen, daß bei dem beschriebenen Verfahren keine Verzerrungen auftreten.

Im zweiten Teil der Untersuchung wurden mit einem Sondenmikrophon, Typ MD 3 M, Labor W, Wennebostel, die Vibrationsbewegungen akustisch festgehalten. Die extreme Richtcharakteristik des Mikrophons erlaubte ein fast

* Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt und aus Mitteln gefördert, die Herrn Professor VON FRISCH von der Rockefeller Foundation zur Verfügung standen.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung rascher Veröffentlichung nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. H Autrum, München 2, Zoologisches Institut der Universität, Luisenstr. 14,

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck Institut für Med. Forschung, Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg 1
Postfach 3027
Fernsprecher 27901 · Fernschreiber 04-61723

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301 · Fernschreiber 01-83319

---

45. Band

Inhaltsverzeichnis

1. Heft

Seite

ESCH, H., Über die Schallerzeugung beim Werbetanz der Honigbiene. Mit 7 Textabbildungen 1

VORWOHL, G., Zur Funktion der Exkretionsorgane von *Helix pomatia* L. und *Archachatina ventricosa* GOULD. Mit 7 Textabbildungen 12

YANNI, M., Lipides and water content of the tissues of *Clarius lazera*. With 1 Figure in the Text 50

YANNI, M., Studies on carbohydrate content of the tissues of *Clarius lazera*. With 2 Figures in the Text 56

MESKE, CH., Untersuchungen zur Sinnesphysiologie von Diplopoden und Chilopoden. Mit 6 Textabbildungen 61

KHALIL, F., and G. ABDEL-MESSEIH, The storage of extra water by various tissues of *Uromastyx aegyptia* (Forskal). With 1 Figure in the Text . . . 78

KHALIL, F., and G. ABDEL-MESSEIH, Effect of water deficit and water excess on the composition of blood of *Varanus griseus* Daud 82

DEHN, M. v., Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie der Aphiden. Die Aminosäuren und Zucker im Siebröhrensaft einiger Krautgewächsarten und im Honigtau ihrer Schmarotzer 88

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 1—11 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

ÜBER DIE SCHALLERZEUGUNG BEIM WERBETANZ DER HONIGBIENE*

Von

HARALD ESCH

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 23. Juni 1961)

A. Einleitung

In einer früheren Veröffentlichung (ESCH 1961) wurde eine bisher nicht bekannte Bewegungskomponente des Schwänzeltanzes der Honigbiene beschrieben: Die ganze Biene zittert während des Schwänzellaufes in kurzen, sich rhythmisch wiederholenden Vibrationsstößen. Einzelne Vibrationsstöße folgen mit einer Frequenz von durchschnittlich 30 Hz. Die Frequenz der Vibrationsbewegung selbst liegt bei durchschnittlich 250 Hz. Diese Bewegungskomponente wird im folgenden näher beschrieben.

B. Methodik

Zum Versuch wurden zwei Bienenvölker der Krainer Rasse verwendet. Sie waren während des Versuches in einem Beobachtungsstock nach v. FRISCH untergebracht. Zur Registrierung der Schwänzelbewegungen diente ein schon früher entwickeltes elektromagnetisches Verfahren (ESCH 1956), das in wesentlichen Teilen verbessert werden konnte. Es wurde auch im ersten Teil der Untersuchung der Vibrationsbewegungen benutzt. Die auf Thorax oder Abdomen des Versuchstieres geklebten Magnete wurden möglichst leicht gehalten (Gewicht unter 1 mg). Die Aufnahmespule hatte 20000 Windungen. Das der Spule nachgeschaltete Verstärkersystem bestand aus einem sehr rauscharmen Vorverstärker (V etwa 20 dB), dem Verstärker SHASTA 854 A (Beckmann) ($V = 40$ dB) und dem Aufnahmeverstärker des Tonbandgerätes Telefunken TK 70 (Stereo, 4-Spur). Die Aufnahmen wurden auf Tonband genommen und später durch den Oszillographen Philips GM 5656 mit der Philips-Voigtländer-Kamera abgefilmt. Sehr niederfrequente Bewegungen können mit dem Tonband nicht ohne weiteres festgehalten werden. Sie wurden deshalb einer Trägerfrequenz von 5000 Hz überlagert und so erst auf Tonband genommen. Beim Abspielen wurde ihnen durch einen Demodulator ihre ursprüngliche Form zurückgegeben. Kontrollaufnahmen ohne Tonbandgerät ließen erkennen, daß bei dem beschriebenen Verfahren keine Verzerrungen auftreten.

Im zweiten Teil der Untersuchung wurden mit einem Sondenmikrophon, Typ MD 3M, Labor W, Wennebostel, die Vibrationsbewegungen akustisch festgehalten. Die extreme Richtcharakteristik des Mikrophons erlaubte ein fast

* Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt und aus Mitteln gefördert, die Herrn Professor VON FRISCH von der Rockefeller Foundation zur Verfügung standen.

punktförmiges Abtasten einer Schallquelle von der Größenordnung einer Biene. Seine Empfindlichkeit war so groß, daß mit dem Verstärkersystem des Tonbandgerätes das Band voll ausgesteuert werden konnte. Die Tonaufnahmen wurden im Beobachtungsstock gemacht, bei dem die Glasscheibe über der Tanzfläche entfernt war.

C. Ergebnisse

1. Die Vibrationsbewegung

1. Elektromagnetische Registrierung. Bei der elektromagnetischen Registrierung der Schwänzelbewegungen des Werbetanzes der Honig-

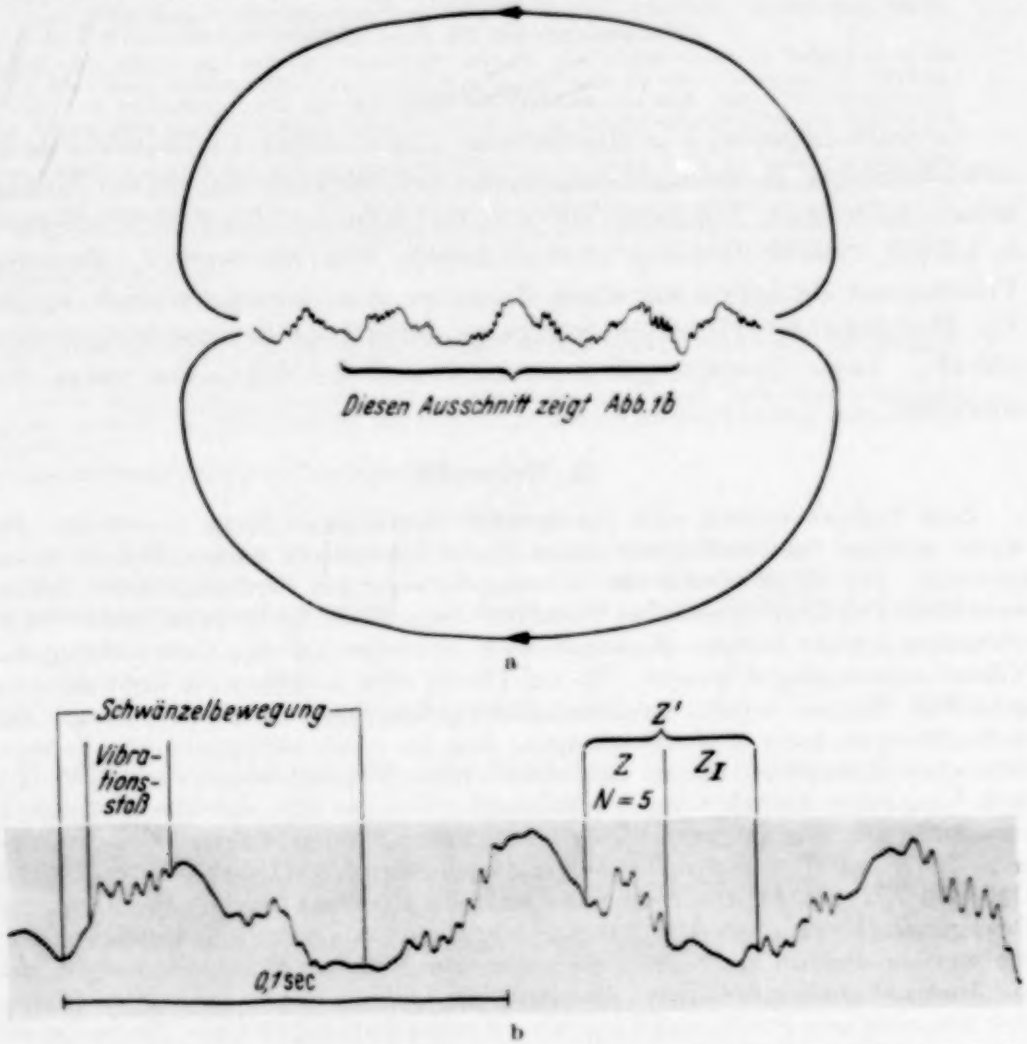

Abb. 1. a Figur des Schwänzeltanzes mit in b wiedergegebenem Bewegungsausschnitt. b Drei Schwänzelbewegungen mit überlagerten Vibrationsbewegungen (Futterplatz 150 m, magnetische Aufnahme)

biene zeigten die Oszillogramme Überlagerungen höherer Frequenzen, die zunächst wegen ihrer geringen Amplitude (in Größenordnung des Störpegels) unbeachtet geblieben waren. Bei Verwendung extrem kleiner Magnete (Gewicht unter 1 mg) verschob sich das Verhältnis Schwänzel-

amplitude/Überlagerungsamplitude sehr stark. Offensichtlich wurde die Amplitude der Überlagerungsbewegung durch die Masse des Magneten beeinflußt. Magneten mit einem Gewicht um 1 mg zeigten die günstigsten Ergebnisse, da mit Verkleinerung der Magnetmasse die Polstärke des Magneten und damit die in der Aufnahmespule induzierte Spannung abnimmt. In Abb. 1a sieht man die Figur eines Schwänzeltanzes mit Markierung des in Abb. 1b wiedergegebenen Bewegungsausschnittes. In Abb. 1b ist das Oszillogramm von drei Schwänzelbewegungen mit überlagerten Vibrationsbewegungen gezeigt. Die Schwänzelfrequenz betrug bei dieser Biene 14,5 Hz, die Vibrationsfrequenz 280 Hz.

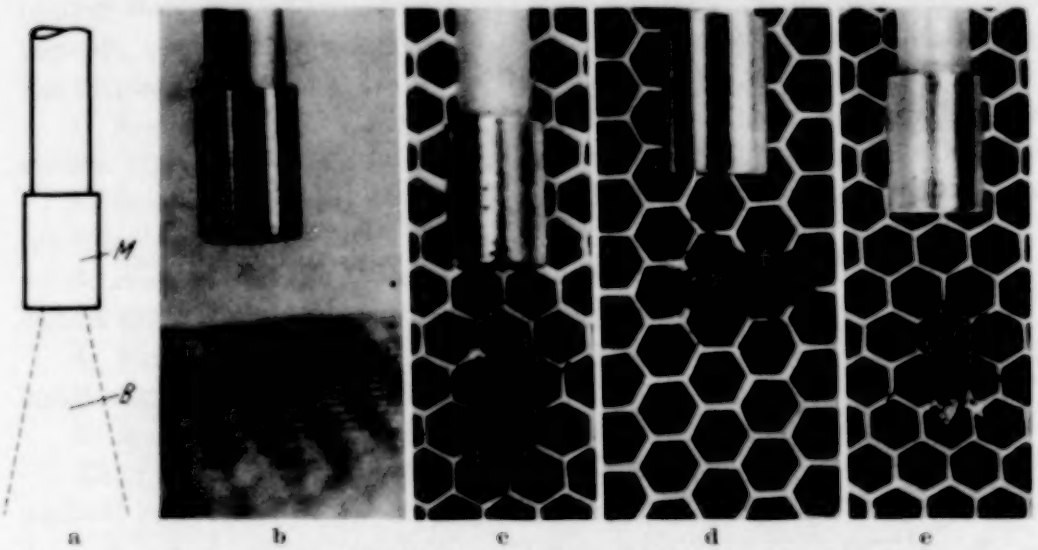

Abb. 2a—e. Richtungsempfindlichkeit des Mikrophones und Skizzierung der verschiedenen Mikrophonstellungen. a Das Mikrophon (*M*) und sein Bereich maximaler Empfindlichkeit (*B*) (verkleinert auf $^1/_5$). b Mikrophonstellung bei der maximaler Schalldruck gemessen wird. c Etwas geringerer Schalldruck als in Stellung b. d Etwas geringerer Schalldruck als in Stellung c. e Schalldruck = 0 μbar

Die rhythmischen Vibrationsstöße wurden bisher nur bei Tänzerinnen in Verbindung mit Schwänzelbewegungen beobachtet. Dabei ist das Auftreten der Vibrationsbewegung streng an die Schwänzelphase gebunden. Die einzelnen Vibrationsstöße liegen nicht an bestimmten Stellen der Schwänzelbewegung, sie können vielmehr in jeder Phase der Schwänzelbewegung auftreten. Die Vibrationsbewegungen lassen sich an Thorax und Abdomen nachweisen. Maximale Amplituden erreicht man beim Aufkleben des Magneten auf den Thorax.

2. Akustische Registrierung. Es lag nahe, eine akustische Registrierung der Vibrationsbewegungen zu versuchen.

Die Schallwellenlänge beträgt bei 250 Hz etwa 130 cm. Da die Biene in ihrer größten Längenausdehnung maximal 2 cm mißt, sind die Abstrahlungsverhältnisse für den Schall nicht besonders günstig. Das verwendete Mikrophon hatte eine Empfindlichkeit von 0,08 mV/μbar.

Durch seine günstige Richtcharakteristik wurden Nebengeräusche vollkommen unterdrückt. Abb. 2a zeigt das Mikrophon und seinen Bereich maximaler Empfindlichkeit. In Abb. 4 ist ein Ausschnitt aus einem akustisch registrierten Tanz für einen 4000 m entfernten Futterplatz wiedergegeben. Die Aufnahmefläche des Mikrophones lag dabei etwa 1 cm von der Biene entfernt, parallel zur Wabenfläche, auf der die Biene lief (Abb. 2b). In dieser Mikrophonstellung hat der Schalldruck ein Maximum. Er beträgt durchschnittlich $P_{eff} = 1{,}3\,\mu$bar. Etwas leiser hört

Abb. 3. Der Aufbau eines Vibrationsstoßes (akustische Registrierung)

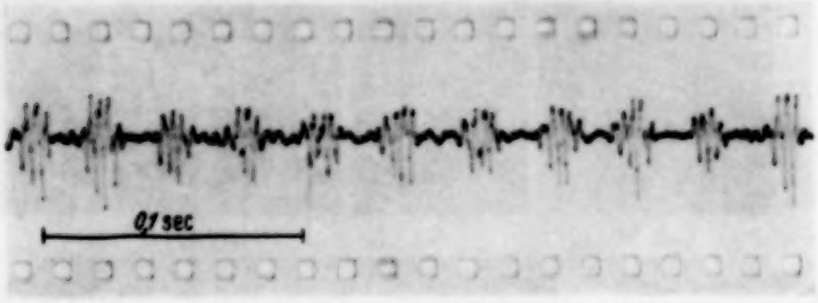

Abb. 4. Muster der Vibrationsbewegungen (aus einem Tanz für einen 4000 m entfernten Futterplatz), akustisch aufgenommen

man das Vibrationsgeräusch ($P_{eff} = 1{,}1\,\mu$bar), wenn man mit dem Mikrophon der Tänzerin nachfolgt und die aufnehmende Fläche senkrecht zum Untergrund steht (Abb. 2c). Noch leiser hört man die Vibration, wenn das Mikrophon von den Seiten an die Tänzerin gehalten wird und nicht in den Raum *unter* den abgespreizten Flügeln kommt ($P_{eff} =$ 0,9 bar; Abb. 2d). Von der Vorderseite des Tieres her (Abb. 2e) ist das Vibrationsgeräusch nicht hörbar. Schallabstrahlende Flächen sind offensichtlich die Flügel.

Den Aufbau eines Vibrationsstoßes zeigt (bei höherer Registriergeschwindigkeit) Abb. 3. Die Grundfrequenz der Vibration beträgt hier 205 Hz. Die einzelnen Schwingungen sind nicht sinusförmig: In den Maxima zeigen sich sehr steile Anstiege, die dem Vibrationsgeräusch einen schnarrenden Charakter geben. Außerdem sind Schwingungen noch höherer Frequenz überlagert.

Die Lautstärke der Vibrationsbewegung ist in der näheren Umgebung der Biene sehr groß. Sie beträgt 1 cm über den Flügeln (Abb. 2b) 70—80 Phon. Das Geräusch ist mit bloßem Ohr hörbar. Besonders gut kann man die Vibrationsbewegungen hören, wenn man das eine Ende eines Plastikschlauches (Durchmesser 0,5 cm) in das Ohr steckt und das andere Ende der Biene bis auf etwa 1 cm nähert.

II. Enthält die Vibrationsbewegung eine Information?

Der zeitliche Aufbau der Vibrationsbewegungen ist immer ähnlich dem in Abb. 4 gezeigten Beispiel. Es ist denkbar, daß ein derart aufgebauter Bewegungstyp eine Information enthält. Es wurde daher nachgeprüft, ob sich der zeitliche Aufbau des Signales in Abhängigkeit von Futterplatzentfernung oder -qualität ändern läßt:

1. Ändert sich die Zahl der Einzelschwingungen eines Vibrationsstoßes (und damit bei konstanter Frequenz die Dauer eines Stoßes)?
2. Ändert sich die Frequenz der Einzelschwingungen (und damit bei konstanter Zahl pro Vibrationsstoß die Dauer eines Stoßes)?
3. Ändert sich die Pausendauer zwischen zwei Vibrationsstößen (und damit die Folgefrequenz der einzelnen Stöße)?
4. Treten Kombinationen zwischen den angedeuteten Änderungsmöglichkeiten auf?
5. Ändert sich die Gesamtdauer der Vibrationstätigkeit?

Es mußte also die Zahl der Einzelschwingungen N des Vibrationsstoßes, die zugehörige Zeit Z, die Frequenz der Einzelschwingungen $F = \frac{N}{Z}$, die Zeit für Vibrationsstoß + Zwischenpause $Z' = Z + Z_I$ und die Vibrationsstoßfolgefrequenz $F_V = \frac{1}{Z'}$ in Abhängigkeit von Futterplatzentfernung und -qualität untersucht werden.

Da die Biene im Tanz die Futterplatzentfernung angeben kann, und wir noch nicht mit Sicherheit wissen, welcher Teil des Tanzes die Information enthält, wurden die Vibrationsbewegungen zuerst in Hinsicht auf eine Entfernungsmitteilung untersucht.

1. Künstliche Futterplätze. Die diesen Messungen zugrunde liegenden Versuche wurden in der Zeit von April bis Oktober 1960 und im April 1961 angestellt.

Die Versuchstiere beflogen einen „pneumatischen Futterplatz" nach Baumgärtner, der während der Versuche mit 2-molarer Zuckerlösung gefüllt war. Es wurde die magnetische und die akustische Aufnahmetechnik verwendet. Die Versuchstiere wurden am Futterplatz gezeichnet und mit Magneten beklebt.

In Tabelle 1 sind die Meßergebnisse dieser Versuchsserien zusammengestellt. Die beiden ersten Meßpunkte lassen sich hinsichtlich der Zahl der Schwingungen N statistisch gut gegeneinander absichern. Wegen der Konstanz der Vibrationsfrequenz gilt das auch für die Vibrationszeit. Die Differenz zwischen zweitem und drittem Meßpunkt ist statistisch

Tabelle 1. *Zusammenstellung der Meßwerte der einzelnen Elemente der Vibrationsbewegung (künstlicher Futterplatz)*

Futterplatzentfernung m	Schwingung pro Vibrationsstoß + Streuung Zahl $\pm s$	Zeit Z für Vibrationsstoß 10^{-3} sec	Vibrationsfrequenz Hz	Intervallänge 10^{-3} sec	Folgefrequenz der Vibrationsstöße Hz	Zahl der Messungen	Zahl der Tiere
150	$6{,}9 \pm 0{,}8$	2,55	256	1,45	25,3	100	3
300	$4{,}3 \pm 0{,}8$	1,70	245	1,40	32,2	100	3
600	$3{,}6 \pm 0{,}8$	1,50	245	2,20	27,2	100	3

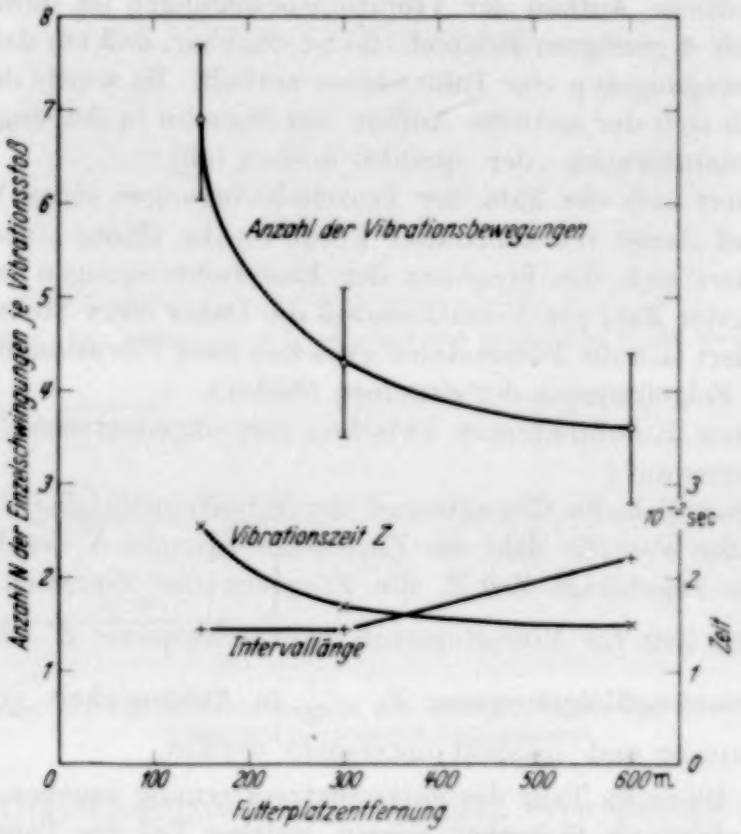

Abb. 5. Zusammenhang zwischen der Futterplatzentfernung und den Elementen der Vibrationsbewegung (künstliche Futterplätze)

nicht sicherbar. Die Folgefrequenz F_V der Vibrationsstöße zeigt keine Abhängigkeit von der Futterplatzentfernung. In Abb. 5 ist die Beziehung zwischen Futterplatzentfernung und den einzelnen Bestandteilen der Vibrationsbewegung aufgezeichnet. Die Vibrationsfrequenz liegt in diesen Versuchen bei etwa 250 Hz. Extremwerte sind 180 und 350 Hz. Es besteht keine evidente Beziehung zwischen der Vibrationsfrequenz und der Anzahl der Einzelschwingungen pro Vibrationsstoß; Vibrationsfrequenz und Dauer eines Vibrationsstoßes sind voneinander unabhängig.

2. Natürliche Futterplätze. In den Monaten März und April 1961 wurden akustische Messungen an Sammlerinnen gemacht, die für natürliche

Tabelle 2. *Zusammenstellung der Meßwerte der einzelnen Elemente der Vibrationsbewegung (natürlicher Futterplatz)*

Futterplatzentfernung m	Schwingung pro Vibrationsstoß + Streuung Zahl ± s	Zeit Z für Vibrationsstoß 10^{-3} sec	Vibrationsfrequenz Hz	Intervallänge 10^{-3} sec	Folgefrequenz der Vibrationsstöße Hz	Zahl der Messungen	Zahl der Tiere
80	5,3 ± 0,9	1,84	288	1,7	28,7	30	3
100	4,3 ± 0,5	1,52	281	1,9	29,9	160	5
150	4,1 ± 0,8	1,49	274	1,6	32,7	70	5
300	3,7 ± 0,5	1,50	252	1,7	31,2	40	4
400	3,9 ± 0,7	1,54	252	1,9	30,4	150	5
500	3,6 ± 0,9	1,38	257	1,6	33,7	40	4
600	4,2 ± 0,5	1,89	226	2,1	24,8	30	3
700	3,8 ± 0,7	1,42	265	1,9	31,7	80	7
800	3,8 ± 1,1	1,50	254	1,7	32,6	100	6
1000 (bis 1300)	4,3 ± 0,9	1,50	268	1,9	29,7	80	6
1500 (1300—1700)	3,1 ± 1,0	1,30	237	1,8	31,9	100	8
2000 (1700—2500)	3,8 ± 1,0	1,52	239	1,8	29,2	150	15
3000 (2500—3500)	4,0 ± 0,7	1,62	258	1,6	31,8	100	10
4000 (3500—4500)	4,0 ± 0,8	1,54	258	1,6	32,6	80	6
Ø	4,0 ± 0,8	1,55	258	1,8	30,0	1210 insgesamt	87 verschiedene Bienen

Futterplätze tanzten. Die Entfernung des jeweils angezeigten Futterplatzes wurde aus dem Umlaufrhythmus (v. Frisch 1946) und der Schwänzelzeit (v. Frisch 1957, Esch 1956) bestimmt. Bei Entfernungen über 1000 m wurden wegen des größeren Fehlers in der Genauigkeit der Anzeige jeweils größere Bereiche auf einen Mittelwert zusammengezogen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Diese Messungen zeigen ein anderes Ergebnis als am künstlichen Futterplatz: Für *alle* Futterplatzentfernungen (bis 4000 m) erhält man durchschnittlich vier Einzelschwingungen pro Vibrationsstoß (1210 Messungen). Es besteht keine Beziehung zwischen einem Teil der Vibrationsbewegung und der Futterplatzentfernung. Man kann als Richtwerte für den Aufbau der Vibrationsbewegung für *alle* Futterplatzentfernungen ohne großen Fehler die aus den Gesamtmessungen ermittelten Mittelwerte übernehmen. Eine typische Streuung der Einzelelemente in einer Schwänzelphase gibt Abb. 6. Die geringste Streuung zeigt die Vibrationszeit.

Während der Versuche ist mir aufgefallen, daß die lebhaften Tänze die meisten Vibrationsbewegungen pro Vibrationsphase aufzuweisen

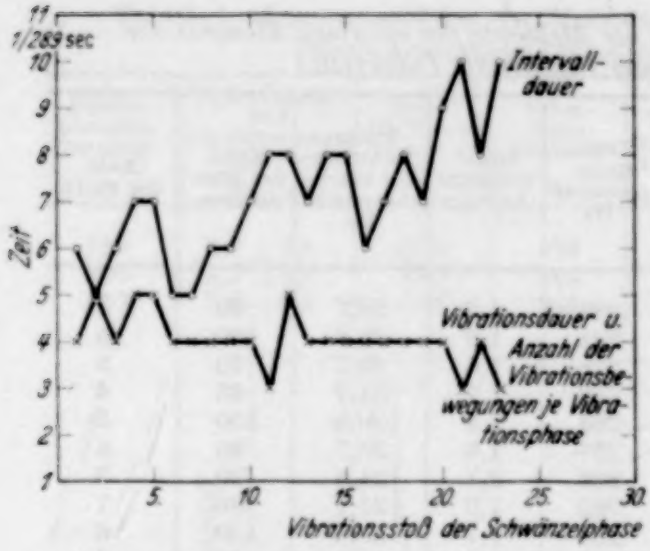

Abb. 6. Gang der Einzelelemente der Vibrationsbewegung in einer Schwänzelphase (Tänzerin 400 m)

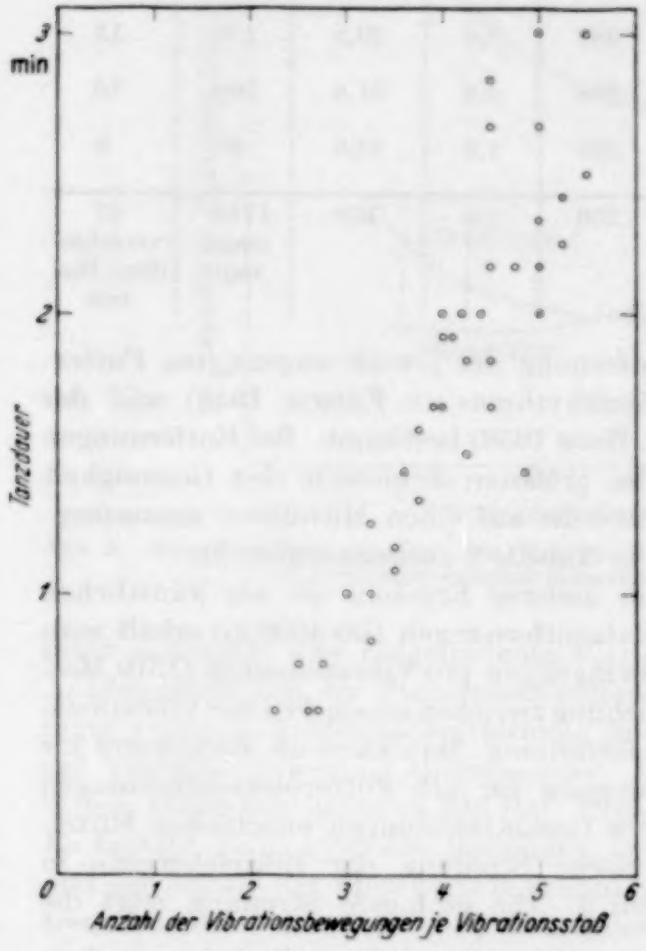

Abb. 7. Gesamttanzdauer in Abhängigkeit von der Anzahl der Vibrationsbewegungen pro Vibrationsstoß

haben. In Abb. 7 sind vom 400 m entfernten Futterplatz (natürlicher Futterplatz) von 40 Tänzen die Gesamttanzdauer (mit Summationsstoppuhr) und aus jeweils einer beliebigen Schwänzelphase dieser Tänze die zur Gesamttanzdauer gehörigen Einzelschwingungen eines Vibrationsstoßes gegeneinander aufgetragen. Man sieht deutlich, daß mit zunehmender Tanzdauer auch die Anzahl der Vibrationsbewegungen pro Vibrationsstoß zunimmt.

D. Diskussion

I. Dient die Vibrationsbewegung als Signal für die Futterplatzentfernung?

Über den Verständigungsmechanismus zwischen Tänzerin und Nachläuferin besteht noch Unklarheit: v. FRISCH und JANDER (1957) fanden mit Hilfe von Zeitlupenaufnahmen, daß die Schwänzelzeit die beste, die gesamte Umlaufzeit eine nur wenig schlechtere Korrelation zur Futterplatzentfernung aufweist.

Bei den künstlichen Futterplätzen zeigte die Dauer des einzelnen Vibrationsstoßes eine (bis 300 m Futterplatzentfernung statistisch gut sicherbare) Abhängigkeit von der Futterplatzentfernung. Diese Ab-

hängigkeit ist bei natürlichen Futterplätzen nicht nachweisbar. Künstliche wie natürliche Futterplätze zeigen aber die als wesentlichen Bestandteil der Entfernungsmitteilung erkannten Rhythmen in gleicher Weise: Man kann sagen, daß im zeitlichen Aufbau der Vibrationsbewegung kein Signalwert hinsichtlich der Futterplatzentfernung liegt.

II. Welche Bedeutung hat die Vibrationsbewegung?

v. Frisch bemerkt in einer Arbeit (v. Frisch 1955): „Der Tanz sagt noch mehr. Er verkündet durch den Grad seiner Lebhaftigkeit auch *die Rentabilität der entdeckten Nahrungsquelle*. Wenn Bienen tanzen, so gibt es alle Abstufungen von einem matten, kaum erkennbaren Ansatz zu einer Runde bis zu den stürmischen, minutenlang fortgesetzten Tänzen einer Sammlerin, die etwas ausgezeichnetes gefunden hat. Worin besteht dieses *ausgezeichnet*? Es hängt von vielen Umständen ab, ob es sich lohnt, eine gegebene Futterquelle auszubeuten: der Nektar kann viel oder wenig Zucker enthalten; er kann üppig oder spärlich fließen, so daß er nur mühsam zu gewinnen ist; *der Futterplatz kann in der Nähe liegen oder so weit weg, daß das Sammeln mit großem Zeitverlust verbunden ist usw.*"

Aus Abb. 7 kann man erkennen, daß mit zunehmender Tanzdauer auch die Anzahl der Vibrationsbewegungen pro Vibrationsstoß zunimmt. *Die Dauer des Vibrationsstoßes (oder die Anzahl der Vibrationsbewegungen pro Vibrationsstoß) ist offensichtlich von der Qualität des Futterplatzes abhängig.* Man kann aber noch nicht sagen, ob das „Qualitätssignal" von der Nachläuferin verstanden wird.

Damit werden die widersprüchlichen Ergebnisse zwischen natürlichen und künstlichen Futterplätzen aufgeklärt: Boch (1956) hatte festgestellt, daß bei gleichbleibender Futterkonzentration und gleichbleibenden äußeren Bedingungen mit zunehmender Futterplatzentfernung die „Tanzfreudigkeit" abnimmt, die Qualität des Futterplatzes also sinkt. Bei den Versuchen mit künstlichen Futterplätzen wurde immer die gleiche Futterkonzentration (2-molar) verwendet. Die abnehmende Qualität mit zunehmender Entfernung drückt sich im Abnehmen der Anzahl der Vibrationsbewegungen pro Vibrationsstoß aus.

Bei den natürlichen Futterplätzen zeigte der Aufbau der Vibrationsbewegung für alle Futterplatzentfernungen *im Durchschnitt* die gleichen Verhältnisse. Das erklärt sich vielleicht dadurch, daß, wie Boch (1956) festgestellt hat, die „Tanzlust" einer Tänzerin in einem kleinen Beobachtungsvolk durch die Lebhaftigkeit der Tänze von Bienen anderer Sammelstellen beeinflußt werden kann. Dies führt bei kleinen Völkern zu einer Vernachlässigung minderer Trachtquellen. Im natürlichen Beflug dürften daher in großer Entfernung nur Blüten ausgebeutet werden, die durch besonderen Nektar- und Zuckerreichtum den Nachteil

der weiten Entfernung kompensieren, so daß die Gesamtrentabilität im Durchschnitt ausgeglichen ist[1].

Bei allen vorherigen Erwägungen blieb außer Acht, daß die Vibrationstätigkeit immer genau mit der Schwänzelzeit zusammenfällt. Es ist daher denkbar, *daß die Schwänzelzeit durch die Vibrationstätigkeit markiert wird*. Der Gedanke daran liegt besonders nahe, da die zur Aufnahme von Vibrationsbewegungen geeigneten Organe (Antennen) nach HERAN (1959) ihre größte Empfindlichkeit im Bereich um 270 Hz zeigen. Die Nachläuferin versucht im Tanz immer, ihre Antennen möglichst nahe an die Tänzerin heranzubringen.

In dieser Weise könnte die Vibrationsbewegung doch im Dienst der Entfernungsmitteilung stehen.

Die Vibrationsbewegungen im Zusammenhang mit dem Werbetanz von *Apis mellifica* wurden in dieser Untersuchung zum ersten Male beschrieben. LINDAUER (1958) entdeckte, daß Verwandte der Honigbiene, die sozial weitaus primitiver organisierten *Meliponinen*, ihre Erregung nach erfolgreichem Beflug des Futterplatzes durch Umherlaufen und rhythmisches Aufschwirren mit den Flügeln zeigen. Es gelang auch nachzuweisen, daß das Aufschwirren von den Stockinsassen als Alarmierung empfunden wird und zum Beflug des Futterplatzes anregt.

Die Vibrationsbewegungen sind offensichtlich in der Familie der Apiden weit verbreitet. Sie zeigen, auch bei *Apis mellifica*, zumindest die Erregung der Tänzerin an. Bei den *Meliponinen* werden sie — das wissen wir sicher — zur Werbung für einen Futterplatz benutzt.

Zusammenfassung

Apis mellifica erzeugt in der Schwänzelphase des Werbetanzes ein Geräusch — die Vibrationsbewegung — dessen Grundfrequenz durchschnittlich 250 Hz beträgt. Das Geräusch hat in 1 cm Abstand über den Flügeln eine Lautstärke von 70—80 Phon. Es wurde elektromagnetisch und akustisch registriert.

Die Vibrationsbewegung besteht aus kurzen Impulsen der 250 Hz-Bewegung (Vibrationsstößen). Die Vibrationsstöße dauern ungefähr 15 msec. Ihnen folgen Pausen ungefähr gleicher Dauer. Die Vibrationsstöße werden kontinuierlich während der ganzen Schwänzelphase ausgeführt. Ihr Vorkommen ist auf die Schwänzelphase beschränkt.

Eine direkte Beziehung zwischen dem Aufbau der Vibrationsbewegung und der Futterplatzentfernung besteht nicht. Vielleicht dient die Vibrationsbewegung indirekt der Entfernungsmeldung, indem sie die Schwänzelzeit als Signal der Entfernung auffällig für die Nachtänzerinnen markiert.

[1] Eine Prüfung dieser Annahme ist möglich, wenn man künstliche Futterplätze mit bekannter Futterqualität bis zu großen Entfernungen anlegt. Hiermit wurde begonnen.

Literatur

Boch, R.: Die Tänze der Bienen bei nahen und fernen Trachtquellen. Z. vergl. Physiol. **38**, 136—167 (1956).

Esch, H.: Die Elemente der Entfernungsmitteilung im Tanz der Bienen. Experientia (Basel) **12**, 439—441 (1956).

— Ein neuer Bewegungstyp im Schwänzeltanz der Bienen. Naturwissenschaften **48**, 140—141 (1961).

Frisch, K. v.: Die Tänze der Bienen. Öst. zool. Z. **1**, 1—48 (1946).

— Sprechende Tänze im Bienenvolk. Festrede der Bayer. Akad. der Wiss. München: Bayer. Akad. der Wiss. 1955.

—, u. R. Jander: Über den Schwänzeltanz der Bienen. Z. vergl. Physiol. **40**, 239—263 (1957).

Heran, H.: Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. Z. vergl. Physiol. **42**, 103—163 (1959).

Lindauer, M.: Die gegenseitige Verständigung bei den stachellosen Bienen. Z. vergl. Physiol. **41**, 405—434 (1958).

Dr. Harald Esch,
Zoologisches Institut der Universität München,
München 2, Luisenstraße 14

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 12—49 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Mainz

ZUR FUNKTION DER EXKRETIONSORGANE VON *HELIX POMATIA* L. UND *ARCHACHATINA VENTRICOSA* GOULD

Von

GÜNTHER VORWOHL

Mit 7 Textabbildungen

(Eingegangen am 3. Mai 1961)

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung 12
II. Experimenteller Teil 14
1. Tiermaterial und Tierhaltung 14
2. Versuchstechnik 15
3. Ergebnisse der Harnableitung aus Pericard, Nierenkammer und Ureter 18
4. Der Mechanismus der Harnbildung in der Nierenkammer 22
5. Die Funktionen des Ureters 24
6. Die Endharnabgabe von *A. ventricosa* und *H. pomatia* 32
7. Chemische und physikalische Eigenschaften des Endharns 36
8. Die Kohlensäureanhydratase in den Exkretionsorganen von *H. pomatia* und *A. ventricosa* 36
a) Meßmethodik 36
b) Ergebnisse 38
c) Die Funktionen der Kohlensäureanhydratase im Ureter 42
III. Diskussion der Versuchsergebnisse 43
Zusammenfassung 46
Literatur 47

I. Einleitung

Nach allgemeiner Lehrmeinung beteiligen sich bei den Stylommatophoren, den landlebenden Lungenschnecken, an der Exkretion das Pericard, die Nierenkammer und der Ureter. Pericard und Nierenkammer stehen miteinander durch den Renopericardialkanal in Verbindung. Die Nierenkammer öffnet sich durch die sog. innere Nierenöffnung in den Ureter, und dieser endet mit der äußeren Nierenöffnung. Der Ureter zeigt innerhalb der Gruppe der Stylommatophoren sehr verschiedene Grade der Ausbildung. Es gibt Formen, die nur über einen kurzen primären Ureter verfügen, und solche, bei denen sich der Harnleiter zu einem vielschenkligen, mit Divertikeln versehenen Gebilde entwickelt hat; bei einigen Arten fehlt der Ureter vollständig. Ausführliche Untersuchungen über den Grad der Entwicklung des Ureters finden sich bei PLATE (1891), BEHME (1899), PFEIFFER (1900) und ROLLE (1907). *Helix pomatia* besitzt bekanntlich einen relativ langen, auf seiner ganzen

Länge als geschlossenes Rohr ausgebildeten Harnleiter, der in einen der Nierenkammer anliegenden primären Ureter und in einen mit dem Rectum verwachsenen sekundären Ureter differenziert ist. Bei *Archachatina ventricosa* konnte ich die gleichen Verhältnisse feststellen.

Als hauptsächliches Exkretionsprodukt der Stylommatophoren gilt die Harnsäure, die sich im Epithel der Nierenkammer in Form von Konkrementen ansammelt und periodisch, wie CUENOT (1894) nachwies, als wasserarmer Brei nach außen abgegeben wird. KRAHELSKA (1910) arbeitete über die histologischen Veränderungen, die durch die Hanrsäurespeicherung während der Winterruhe in der Nierenkammer vor sich gehen und über den Modus der Ausstoßung der Konkremente aus den Vacuolen der Nephrocyten. Sie konstatierte, daß die Entleerung der Harnsäurekonkremente nach Art einer merokrinen Sekretion erfolgt.

Über die Beteiligung des Pericards und des Ureters an der Exkretion der Stylommatophoren liegen keine gesicherten Ergebnisse vor. SIMROTH (1908) vermutete, daß im Pericard Wasser oder schwache Salzlösungen ausgeschieden werden. Die Angaben über die Funktion des Ureters stützen sich im wesentlichen auf anatomische und histologische Befunde. Die reiche Faltenbildung des Ureterepithels und die großen Hämolymphlacunen in diesen Falten haben schon immer den Schluß nahegelegt, der Ureter sei mehr als ein lediglich der Ausleitung der Exkrete dienendes Rohr. Über die Funktion, die man dem Ureter glaubte zusprechen zu müssen, gingen die Meinungen der Autoren sehr auseinander. SIMROTH (1885) nahm an, daß der Ureter die von der Niere „überflüssig ausgeschiedenen Stoffe" resorbiere. TÄUBNER (1900) schloß sich dieser Meinung an. PLATE (1891) verwarf die Hypothese der Rückresorption und hielt die Ausscheidung von Wasser und Salzen im Ureter für wahrscheinlich; einen klaren Beweis für diese Anschauung konnte er indessen nicht liefern. ROLLE (1907) und HOFFMANN (1928) bevorzugten den Erklärungsversuch PLATEs, trugen aber zu seiner experimentellen Stützung wenig bei. GIROD (1894) interpretierte den Ureter als „alkalische Drüse", die die Aufgabe haben sollte, durch Exkretion eines nicht näher definierten Natriumsalzes die Harnsäurekonkremente nach ihrer Ausstoßung in der Nierenkammer wieder aufzulösen. CUENOT (1894) konnte die Befunde nicht bestätigen.

Im Zusammenhang mit der Annahme, daß im Pericard oder im Ureter Salzlösungen ausgeschieden werden, interessiert die Frage, ob die Stylommatophoren neben dem wasserarmen Harnsäurebrei auch wäßrig flüssigen Harn nach außen abgeben. SIMROTH (1908) und HEDLEY (1899) geben Hinweise auf die Ausscheidung flüssigen Harns bei *Arion* und *Aneitea graeffei*. In beiden Fällen wurde nicht geprüft, ob die beobachteten Flüssigkeiten tatsächlich dem Ureter entstammen. Da

neben diesem am Pneumostom auch der Enddarm und die Lungenhöhle ausmünden, ist diese Prüfung unerläßlich.

Es ist das Ziel dieser Arbeit, zur Beantwortung folgender Fragen beizutragen:

1. Wird im Pericard ein wäßriger Harn ausgeschieden und, wenn ja, in welchen Mengen?

2. Beteiligt sich der Ureter an der Exkretion, oder ist er ein resorbierendes Organ? Was wird gegebenenfalls resorbiert, was ausgeschieden?

3. Findet bei den genannten Species neben der Abgabe von Harnsäure in fester Form die Ausscheidung flüssigen Harns statt?

GOMEZ-LARRANETA und PONZ (1954) wiesen auf das Vorkommen des Ferments Kohlensäureanhydratase im Bojanusschen Organ von *Helix aspersa* hin. Dieses Ferment spielt eine wichtige Rolle bei der Harnbereitung der Wirbeltiere (PITTS und ALEXANDER 1945, HERNANDEZ und COULSON 1954, HODLER 1956). Die Ergebnisse der genannten Autoren gaben die Anregung:

4. Die Lokalisation und Aktivität der Kohlensäureanhydratase in dem der Exkretion dienenden Organkomplex sowohl bei *H. pomatia* als auch bei *A. ventricosa* zu untersuchen, um auf diese Weise auch von der physiologisch-chemischen Seite her zu unseren Kenntnissen über die Funktion der in Frage stehenden Organe beizutragen.

Herrn Prof. Dr. H. MISLIN, unter dessen Leitung die vorliegende Dissertation entstand, danke ich für sein ständiges Interesse am Gedeihen dieser Arbeit, die er durch anregende Kritik und Diskussion zu fördern wußte. Herrn Prof. Dr. M. LEINER bin ich zu Dank verpflichtet für Ratschläge hinsichtlich der Literatur über die Kohlensäureanhydratase und der Meßmethodik dieses Fermentes. Herrn Dr. HJ. HUGGEL und Herrn Dr. A. AESCHLIMANN und dem Direktorium des Centre Suisse des Recherches Scientifiques en Côte d'Ivoire bin ich für die unentbehrliche Hilfe bei der Beschaffung der Archachatinen sehr verbunden. Die vorliegende Arbeit wurde im Institut für Bienenkunde der Universität Bonn abgeschlossen. Dabei standen mir die Einrichtungen und Geräte des Instituts zur Verfügung, wofür ich dem Leiter der Anstalt, Herrn Prof. Dr. G. GOETZE Dank sagen möchte.

II. Experimenteller Teil

1. Tiermaterial und Tierhaltung

α) Helix pomatia L. Die für die Versuche benötigten Weinbergschnecken wurden während der warmen Jahreszeit im Freiland gesammelt. Während des Winters standen Schnecken zur Verfügung, die im Herbst durch Einsetzen in ein Terrarium und Tränken und Füttern bei Zimmertemperatur an der Eindeckelung verhindert wurden. Die Ergänzung des Wintervorrats erfolgte durch verdeckelte in Winterruhe befindliche Tiere, die etwa 4 Wochen vor der Verwendung im Experiment vorzeitig geweckt und bis zum Versuchstermin aktiv gehalten wurden. Der Vorrat an gedeckelten Schnecken lagerte in Kisten mit feuchtem Laub, kühl, aber vor Frost geschützt.

β) Archachatina ventricosa GOULD gehört zur Familie der Achatiniden oder Achatschnecken. Sie zählt zu den Riesenformen unter den stylommatophoren Pulmonaten. Die größten unter den Archachatinen, die mir zur Verfügung standen, erreichten 102 mm in der Höhe und 61 mm in der Breite des Gehäuses. Das Lebendgewicht (mit Gehäuse) betrug bis zu 180 g. Meine Versuchstiere stammten von der Elfenbeinküste. Sie konnten ohne Schwierigkeiten im Terrarium gehalten und zur Fortpflanzung gebracht werden. Ein eingehender Bericht über die Haltung der Achatschnecken erscheint am anderen Ort.

2. *Versuchstechnik*

Die Anatomie und Histologie der Exkretionsorgane von *H. pomatia* ist durch die Untersuchungen von NÜSSLIN (1897), BEHME (1889), GIROD (1894), STIASNY (1903), ROLLE (1907), LAMBERTHENGI (1908), KRAHELSKA (1910) und FREITAG (1916) gut bekannt. Über den in Frage stehenden Organkomplex von *A. ventricosa* liegen keine Arbeiten vor. Ich konnte mich in eigenen Untersuchungen davon überzeugen, daß die Exkretionsorgane dieser Species mit denen der Weinbergschnecke sowohl in der Topographie als auch im histologischen Aufbau weitgehend übereinstimmen (Veröffentlichung der Ergebnisse an anderem Ort).

Die in der Einleitung aufgezeigten Problemstellungen wurden experimentell angegangen:

1. Durch Versuche, die in den verschiedenen Abschnitten der Exkretionsorgane ausgeschiedenen Exkrete mittels Kanülen abzuleiten;

2. durch Messung der Gefrierpunkterniedrigung und des p_H-Wertes in den gewonnenen Exkretionsprodukten;

3. durch Versuche, den Ureter mit Salzlösungen bekannter Zusammensetzung zu durchspülen und deren eventuelle Veränderungen im Ureter hinsichtlich Volumen, Gefrierpunkterniedrigung und p_H-Wert zu messen;

4. durch eine Versuchsanordnung, die das Sammeln des abgegebenen flüssigen Harns gestattet.

α) Herstellung der Kanülen. Die Kanülen zur Ableitung der Exkrete wurden aus feinem Aluminiumrohr von 0,9 mm Dicke, 0,1 mm Wandstärke und 0,7 mm lichter Weite angefertigt. Am Ende des Röhrchens wurde ein kleiner Knopf aus rotem Siegellack angeschmolzen (Durchmesser je nach Verwendungszweck 1,0 bis 2,5 mm). Länge der Kanülen 6 cm.

β) Einführung der Kanülen. Alle an der Exkretion beteiligten Organe liegen im Dach der Lungenhöhle unmittelbar unter der Schale. Bevor die Kanülen eingeführt werden können, muß also ein Schalenfenster angelegt werden (durch Anfeilen und anschließendes vorsichtiges Herausbrechen der Gehäusewand mit einer starken Pinzette oder einer flachen Zange). Auf die Narkotisierung der Versuchstiere wurde verzichtet.

Pericard und Nierenkammer sind nach der Fensterung ohne Schwierigkeit zu sehen. Der primäre und sekundäre Ureter heben sich nur undeutlich ab. Die richtige Lage der Einschnitte zur Einführung der Kanülen muß durch Sondieren geprüft werden.

Die Kanülen wurden in 3 Positionen eingesetzt: Im Pericard (Kanüle I), an der inneren Nierenöffnung im proximalen primären Ureter (Kanüle II) und im distalen sekundären Ureter (Kanüle III). Abb. 1 gibt einen schematischen Überblick über die Anordnung der Kanülen. Über die Lage der Gehäusefenster zur Freilegung der Einschnittstellen unterrichten die Abb. 2 u. 3.

Die Kanülen in den Positionen I, II und III wurden nicht besonders befestigt; die Kanülenköpfe bewirken einen genügend festen Sitz. Zur Halterung der operierten Schnecken dienen Kühlerklammern, die an Stativen befestigt sind. Der

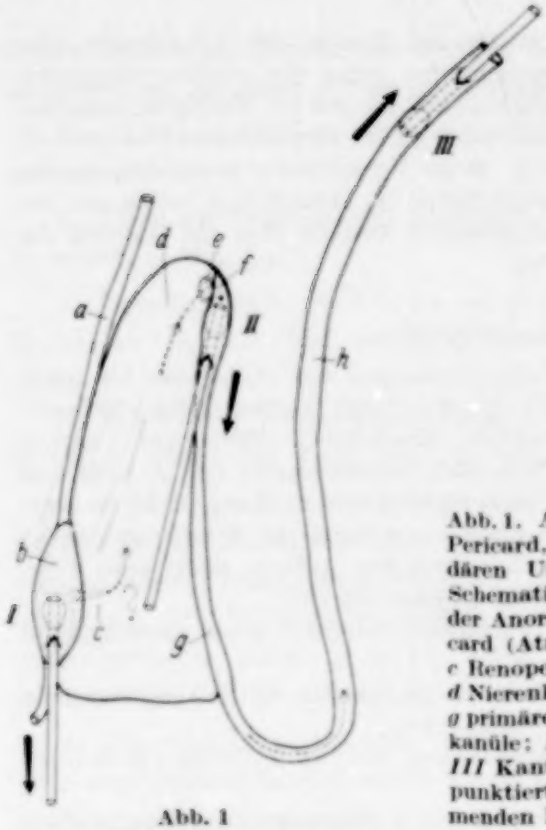

Abb. 1

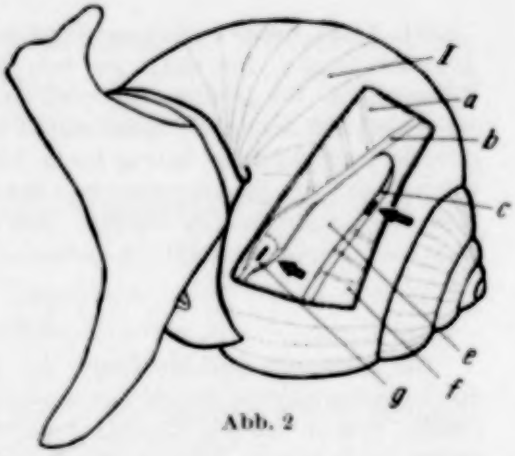

Abb. 2

Abb. 1. Ableitung der Exkretionsprodukte aus dem Pericard, der Nierenkammer und dem distalen sekundären Ureter von *H. pomatia* und *A. ventricosa*. Schematische Übersicht der Exkretionsorgane und der Anordnung der Kanülen. *a* Lungenvene; *b* Pericard (Atrium und Ventrikel punktiert angedeutet); *c* Renopericardialkanal, von außen nicht sichtbar; *d* Nierenkammer; *f* „Kopf" des primären Ureters; *g* primärer Ureter; *h* sekundärer Ureter. *I* Pericardkanüle; *II* Kanüle im Kopf des primären Ureters; *III* Kanüle im distalen sekundären Ureter. Die fein punktierten Pfeile geben die Richtung der ausströmenden Exkrete innerhalb der Exkretionsorgane an

Abb. 2. Ableitung der Exkretionsprodukte aus Pericard und Nierenkammer von *H. pomatia*. Form und Lage des Schalenfensters und Situs der freigelegten Pallialorgane. *I* erste Gehäusewindung; *a* Lungendach; *b* Lungenvene; *c* primärer Ureter, mit der Nierenkammer (*e*) verwachsen; *f* Dach der Lungenhöhle; *g* Pericard, Atrium und Ventrikel punktiert angedeutet. Die Pfeile weisen auf die Einschnittstellen zur Einführung der Kanülen in das Pericard respektive den proximalen primären Ureter hin

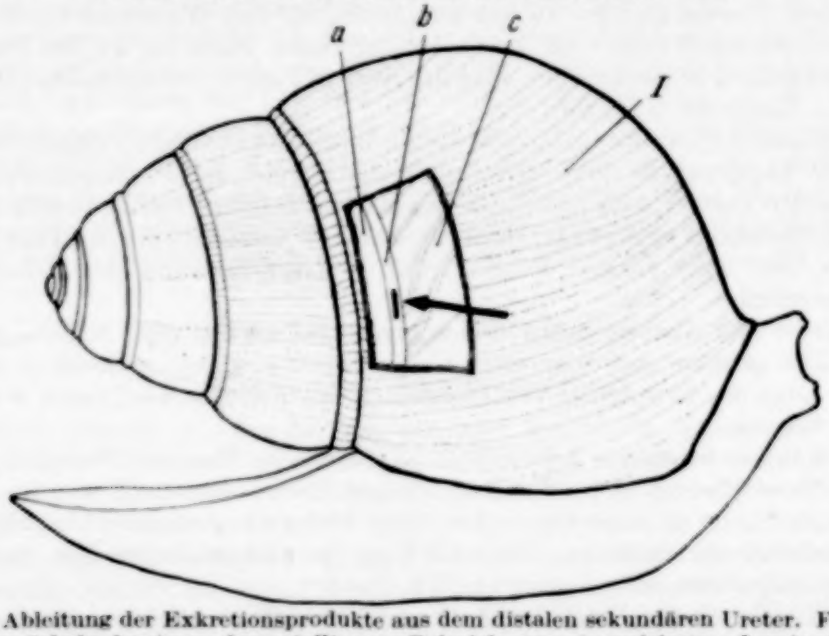

Abb. 3. Ableitung der Exkretionsprodukte aus dem distalen sekundären Ureter. Form und Lage des Schalenfensters, dargestellt am Beispiel von *A. ventricosa*. *I* erste Gehäusewindung; *a* der Spindel anliegende Muskel- und Bindegewebsmasse; *b* sekundärer Ureter; *c* Dach der Lungenhöhle mit Gefäßen. Der Pfeil weist auf die Einschnittstelle zur Einführung der Kanüle hin

Fuß der Versuchstiere hängt frei nach unten. Die freien Enden der Kanülen ragen in untergestellte Tablettengläschen, die die Exkrete aufnehmen. Die schmale hohe Form derselben bedingt eine vernachlässigbar geringe Verdunstung der sich am Boden ansammelnden Flüssigkeiten und gewährt den Kanülenenden eine begrenzte Beweglichkeit, die notwendig ist, da sich die Pallialorgane innerhalb des Gehäuses verschieben können.

γ) Die Messung der Gefrierpunkterniedrigung (Δ) erfolgte in einer Apparatur, die so eingerichtet war, daß 3 ml Versuchsgut für die Messung genügten. Die Skala des Thermometers erlaubte Ablesungen von $^1/_{50}{}^0$. Die dritte Dezimale konnte geschätzt werden. Meßgenauigkeit $\pm 5\%$. Standen Flüssigkeitsproben von weniger als 3 ml Volumen zur Verfügung, so wurden sie verdünnt und ihre ursprüngliche Gefrierpunkterniedrigung aus dem Meßwert der verdünnten Probe und der Verdünnung berechnet.

Die p_H-Messungen wurden durchgeführt mit dem elektrischen p_H-Meßgerät der Polymetron AG Zürich, Typ 44 B. Die Skala des Geräts ist in $^1/_{10}$ Einheiten geeicht, $^1/_{100}$ Einheiten können geschätzt werden. Als Meßelektroden dienten Glaselektroden der Fa. Ingold Typ 406/2. Die p_H-Bestimmung wurde in engen U-förmig gebogenen Glasröhrchen durchgeführt; auf diese Weise konnte das zur Messung benötigte Flüssigkeitsvolumen auf 1—1,5 ml beschränkt werden.

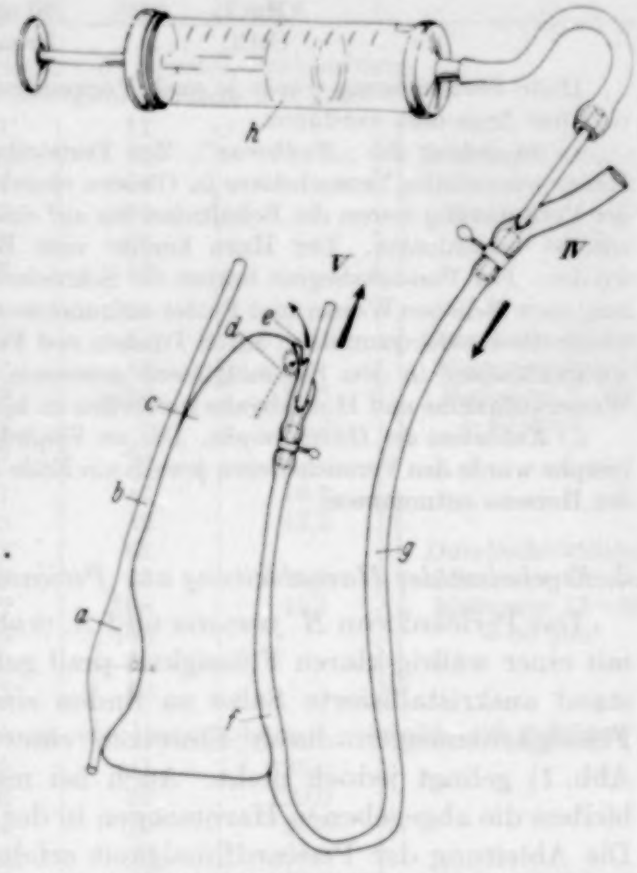

Abb. 4. Durchspülung des Ureters mit Ringerlösung, schematische Darstellung der Versuchsanordnung. *a* Pericard, Atrium und Ventrikel punktiert; *b* Lungenvene; *c* Nierenkammer; *d* innere Nierenöffnung; *e* Einschnitt zur Ableitung der Nierenkammerflüssigkeit; *f* primärer Ureter; *g* sekundärer Ureter; *h* Injektionsspritze in Verbindung mit Kanüle IV; *V* ableitende Kanüle. Durchströmung in Richtung der dicken schwarzen Pfeile

δ) Durchspülung des Ureters. Die Versuchsanordnung zur Durchspülung des Ureters ist in Abb. 4 schematisch dargestellt. Mit Hilfe einer Injektionsspritze, die mit der Kanüle im sekundären Ureter verbunden ist (Kanüle IV), können Ringerlösungen in den Ureter gedrückt und durch Kanüle V wieder abgeleitet werden. Im sekundären Ureter wird durch den Reiz der eingeführten Kanüle Schleim sezerniert. Um ein Verstopfen der Kanüle zu vermeiden, wird daher die Durchspülung in der dem normalen Weg der Exkrete entgegengesetzten Richtung vorgenommen. Zur Abdichtung des Ureters an den Einführungsöffnungen dienen kleine Klammern mit schaufelförmig gebogenen Endplatten. Die zum Durchströmungsversuch verwendeten Kanülen sind mit 2 Endverdickungen ausgestattet. Nach der Einführung in den Ureter wird die Klammer zwischen die beiden Verdickungen plaziert, so daß sich das Ureterepithel über der ersten Knöpfung fest um das Kanülende schließt.

Durchspült wurde mit einer Ringerlösung, deren Stammlösung folgende Zusammensetzung hat:

NaCl	1,060 mg-%
KCl	190 mg-%
$MgCl_2$	30 mg-%
$CaCl_2$	30 mg-%

Diese Stammlösung wurde je nach Verwendungszweck in verschiedenem Ausmaß mit Aqua dest. verdünnt.

ε) Sammlung des „Endharns". Zur Feststellung der Ausscheidung flüssigen Harns wurden die Versuchstiere in Gläsern einzeln gehalten. Zur Einschränkung der Verdunstung waren die Behältnisse bis auf einen kleinen Spalt mit einer Glasscheibe verschlossen. Der Harn konnte vom Boden des Gefäßes abpipettiert werden. Vor Versuchsbeginn hatten die Schnecken Gelegenheit, mehrere Stunden lang nach Belieben Wasser und Futter aufzunehmen. In einer Reihe von Versuchen wurde die Gewichtszunahme durch Trinken und Fressen und die anschließende Gewichtsabnahme in den Sammelgläsern gemessen, um die Beziehungen zwischen Wasseraufnahme und Harnabgabe feststellen zu können.

ζ) Entnahme der Hämolymphe. Die zu Vergleichsmessungen benötigte Hämolymphe wurde den Versuchstieren jeweils am Ende des Versuchs durch Anschneiden des Herzens entnommen.

3. Ergebnisse der Harnableitung aus Pericard, Nierenkammer und Ureter

Das Pericard von *H. pomatia* und *A. ventricosa* ist im Normalzustand mit einer wäßrig-klaren Flüssigkeit prall gefüllt, in deren Trockenrückstand auskristallisierte Salze zu finden sind. Die Ableitung größerer Flüssigkeitsmengen durch Einsetzen einer Pericardkanüle (Kanüle I, Abb. 1) gelingt jedoch nicht. Auch bei mehrstündiger Versuchsdauer bleiben die abgegebenen Harnmengen in der Größenordnung von 0,1 ml. Die Ableitung der Pericardflüssigkeit erfolgt bei offenem Renopericardialkanal, da die Unterbindung dieses mikroskopisch feinen Ganges an technischen Schwierigkeiten scheitert. Prinzipiell muß also damit gerechnet werden, daß ein Teil der eventuellen Flüssigkeitsproduktion auch bei eingesetzter Pericardkanüle durch den Renopericardialkanal abfließt. Auf die Beteiligung des Pericards an der Exkretion wird weiter unten erneut eingegangen.

Wird eine Kanüle an der inneren Nierenöffnung eingeführt (Kanüle II, Abb. 1), so läßt sich ein wäßrig-klarer farbloser Harn in relativ großen Mengen ableiten. Diese Flüssigkeit wird im folgenden als Nierenkammerflüssigkeit (abgekürzt NKF) bezeichnet. Die Ausscheidung der NKF findet auch statt, wenn gleichzeitig eine Pericardkanüle eingesetzt ist; in der Mehrzahl der Fälle wurde jedoch auf die Einführung der Kanüle J verzichtet.

Die Tabellen 1a und b fassen die quantitativen Ergebnisse der Ableitung der NKF von Versuchstieren zusammen, die vor Versuchsbeginn nach Belieben Futter und Wasser aufnehmen konnten. Bei *H. pomatia* ergibt der Vergleich der Minutenvolumina der NKF-Produk-

Tabelle 1 a und b. *Ableitung der Nierenkammerflüssigkeit*

Lfd. Nr.	Versuchsdauer	NKF ml	Minutenvolumen mm^3	Gewicht der Versuchstiere g	Bemerkungen
	a) Versuchstier: *H. pomatia*, Freilandtiere, vor Versuchsbeginn getränkt und gefüttert				
1	3 Std	2,1	11		
2	2 Std 55 min	3,2	18		Durchschnittliches Minutenvolumen Meßwerte 1—6 = 21 mm^3
3	2 Std 40 min	3,1	19		
4	2 Std 35 min	5,0	32		
5	2 Std 25 min	4,2	28		
6	1 Std 25 min	1,6	19		
7	55 min	1,7	35		
8	50 min	2,2	45		Durchschnittliches Minutenvolumen Meßwerte 7—12 = 40 mm^3
9	45 min	2,2	48		
10	45 min	2,9	64	10,5	
11	40 min	0,2	5	16,2	
12	40 min	1,9	47		
13	35 min	1,7	48	10,7	
14	35 min	1,5	42	15,3	
15	35 min	2,2	62		Durchschnittliches Minutenvolumen Meßwerte 13—20 = 60 mm^3
16	30 min	2,5	83	11,2	
17	25 min	2,7	108	12,1	
18	25 min	2,5	100		
19	20 min	0,2	10		
20	10 min	0,3	30		
	b) Versuchstier: *A. ventricosa*, vor Versuchsbeginn getränkt und gefüttert				
1	2 Std	4,9	41	135,0	
2	2 Std	3,9	32	120,0	
3	2 Std 45 min	3,4	20	45,0	
4	2 Std 15 min	5,4	40	65,0	
5	1 Std 45 min	2,2	21	62,0	
6	1 Std 30 min	1,2	13	64,0	
7	1 Std 15 min	1,5	20	75,0	
8a	3 Std 45 min	0,5	2	95,0	
8b*	30 min	3,0	100		
9a	3 Std 45 min	3,0	13	75,0	
9b*	20 min	3,0	150		
10a*	1 Std	3,0	50	137,0	
10b*	1 Std	3,7	61		
10c	2 Std	4,4	36		

Die mit einem * gekennzeichneten Werte stammen von nicht gehalterten, frei umherkriechenden Versuchstieren.

tion eine fallende Tendenz mit der Dauer des Versuchs. Das hängt zusammen mit der zunehmenden Verarmung des Organismus an Wasser und der damit verbundenen Verringerung des Blutdrucks, die sich in einer Erschlaffung des Fußes und des Kopfes der Schnecken äußert. Bei *A. ventricosa* ergibt sich keine deutliche Beziehung zwischen Harnvolumen und der Dauer des Versuchs. Läßt man *A. ventricosa* während des Versuchs frei umherkriechen, anstatt sie — wie üblich — an einem

Stativ zu haltern, so zeigt sich eine deutliche Zunahme der NKF-Produktion. Man vergleiche dazu in Tabelle 1b die Werte Nr. 8a mit 8b, 9a mit 9b und 10c mit 10a und 10b. Auch hier darf man annehmen, daß die Kriechbewegung zu einer Erhöhung des Blutdrucks führt. Wahrscheinlich lassen sich die individuell stark streuenden Werte der NKF-Produktion beider Species dadurch erklären, daß der Kontraktionszustand und damit der Blutdruck der Tiere während der Versuche sehr verschieden sein kann.

Tabelle 1c. *NKF-Produktion von H. pomatia und A. ventricosa*

Vergleich der Minutenvolumina (mm^3) je Gramm Lebendgewicht.

Laufende Nr. der Tabelle 1a *H. pomatia*	Minutenvolumen je g mm^3	Laufende Nr. der Tabelle 1b *A. ventricosa*	Minutenvolumen je g mm^3
10	6	1	0,2
11	0,3	2	0,27
13	4	3	0,4
14	2,7	4	0,6
16	7	5	0,3
17	8	6	0,2
		7	0,2
		8a	0,02
		9a	0,17
		10c	0,26
		8b*	1,0
		9b*	2,0
		10a*	0,3
		10b*	0,4

Die mit einem * gekennzeichneten Werte stammen von nicht gehalterten, frei umherkriechenden Versuchstieren.

Vergleicht man die je Gramm Körpergewicht abgegebenen Harnvolumina, so zeigt sich, daß *H. pomatia* relativ mehr NKF produziert als *A. ventricosa* (siehe Tabelle 1c).

Die Ergebnisse der „langfristigen" Ableitung der NKF sind in Tabelle 2a und b zusammengefaßt. Die Versuchstiere wurden in der üblichen Weise operiert und gehaltert; unter den Tieren wurde eine Petrischale mit verdünnter Ringerlösung (Δ 0,1° C) angebracht. Die Versuchstiere konnten also durch Trinken oder durch Flüssigkeitsaufnahme durch die Epidermis die Wasser- und Salzverluste ausgleichen, die durch den ständigen Harnverlust eintreten. Damit entfällt die Beschränkung der NKF-Produktion durch die Erschöpfung der körpereigenen Wasservorräte. Auch in der langfristigen Versuchsanordnung gibt *H. pomatia* relativ mehr NKF ab als *A. ventricosa*; in einigen Fällen (Tabelle 2a, Nr. 2, 3, 5, 10 und 12) liegen die abgeleiteten Harnmengen in der Größenordnung des Gesamtwassergehaltes des Organismus. Bei *A. ventricosa* entspricht der Maximalwert der NKF-Abgabe mit 33% des Körpergewichts etwa den in der Literatur angegebenen Werten für das Blutvolumen der Stylommatophoren (GEBHARDT-DUNKEL 1953; MARTIN et al. 1958).

In der Trockenruhe wird die NKF-Produktion nicht eingestellt. Zwar liegen die Minutenvolumina niedriger als bei aktiven Versuchstieren; bei genügend langer Dauer des Versuchs werden jedoch große

Mengen NKF ausgeschieden, maximal 4,9 ml. (Ableitungsversuche in der Trockenruhe wurden nur mit *H. pomatia* durchgeführt, die Meßwerte sind in Tabelle 3 aufgeführt.)

Während der Winterruhe werden nur kleine Mengen NKF ausgeschieden, oder die NKF-Bildung kommt ganz zum Erliegen (s. Tabelle 4, Meßwerte nur von *H. pomatia*).

Die bisher geschilderten Versuchsergebnisse ergeben neue Aspekte zur Frage der Harnausscheidung im Pericard. Es ist unwahrscheinlich, daß die gesamte, an der inneren Nierenöffnung ableitbare Harnmenge aus dem Pericard stammt; abgesehen vom negativen Ergebnis der Versuche

Tabelle 2. *NKF-Ausscheidung im „langfristigen" Versuch*
Versuchstiere: a) *H. pomatia*, b) *A. ventricosa*.

Lfd. Nr.	Versuchsdauer Std	Menge der NKF ml	Minutenvolumen mm³	NKF in % des Lebendgewichts %
		a) *H. pomatia*		
1	12	9,2	12	38
2	13	9,0	12	66
3	15	12,8	14	73
4	15	4,5	5	23
5	20	13,0	10	66
6	20	10,0	8	55
7	24	8,8	6	31
8	24	11,0	7	51
9	24	4,5	3	17
10	24	13,4	9	73
11	25	13,0	8	54
12	30	12,0	6	88
		b) *A. ventricosa*		
1	12	13,5	18	22
2	12	13,5	18	21
3	12	12,0	16	16
4	15	31,7	35	33
5	15	24,5	26	28
6	15	11,4	12	19

Tabelle 3. *Ableitung der Nierenkammerflüssigkeit während der Trockenruhe*
Versuchstier: *H. pomatia*, Sommer 1959.

Lfd. Nr.	Versuchsdauer	Menge der NKF ml	Minutenvolumen mm³	Bemerkungen
1	6 Std 30 min	3,1	7	Die Versuchstiere 14—17 wurden 2 Wochen lang trocken aufbewahrt, Temperatur 25° C
2	6 Std	2,6	7	
3	5 Std 50 min	0,6	2	
4	5 Std 50 min	0,0	0	Die übrigen Versuchstiere wurden 1 Monat lang unter diesen Bedingungen gehalten
5	5 Std 50 min	0,9	1	
6	5 Std 35 min	1,6	4	
7	4 Std 55 min	2,2	7	
8	4 Std 55 min	2,8	9	
9	4 Std 25 min	2,9	10	
10	4 Std 20 min	0,0	0	
11	4 Std 10 min	2,0	8	
12	3 Std 55 min	4,9	20	
13	3 Std 40 min	2,0	8	
14	2 Std 45 min	4,3	26	
15	2 Std 45 min	0,4	2	
16	2 Std 45 min	2,5	15	
17	2 Std 45 min	3,7	22	
18	1 Std	0,7	11	

mit der Pericardkanüle dürften die im Pericard zur Verfügung stehenden Epithelien zu wenig ausgedehnt und für ihre Ableitung der Renopericardialkanal zu eng sein (ROLLE 1907 gibt für *H. pomatia* als Durchmesser des Renopericardialganges 40 μ an; in fixierten Präparaten von *A. ventricosa* lag sein Durchmesser nach eigenen Untersuchungen immer unter 12 μ).

Nimmt man hypothetisch an, daß nur im Pericard Harn ausgeschieden werde, und nimmt man zur Durchführung einer überschlägigen Berechnung der notwendigen Transportgeschwindigkeit im Renopericardialgang weiter an, der besagte Kanal habe eine Länge von 2 mm und eine lichte Weite von 100 μ, so ergeben sich folgende Zahlen: Bei einer Harnproduktion von 10 mm³/min (also einem verhältnismäßig niedrig angesetzten Minutenvolumen) findet ein 636maliger Flüssigkeitswechsel im Renopericardialkanal pro Minute statt, das bedeutet einen 10,6maligen Durchsatz der Flüssigkeitsfüllung pro Sekunde und mithin eine Strömungsgeschwindigkeit von 21,2 mm/sec (= 127 cm/min). Für die Spitzenleistungen der NKF-Produktion müßten noch weit größere und entsprechend noch unwahrscheinlichere Transportgeschwindigkeiten im Ureter angenommen werden. Man wird also, falls überhaupt, dem Pericard nur eine bescheidene Rolle bei der NKF-Produktion zubilligen können.

Tabelle 4. *Ableitung der Nierenkammerflüssigkeit während der Winterruhe*

Versuchstier: *H. pomatia*, verdeckelt, Januar 1960, Versuchstemperatur 12° C.

Lfd. Nr.	Verbrauchsdauer	Menge der NKF ml	Minutenvolumen mm³
1	4 Std 45 min	0,02	0,03
2	4 Std 35 min	0,0	0,0
3	4 Std 30 min	0,0	0,0
4	4 Std 20 min	0,08	0,3
5	4 Std 10 min	0,015	0,05
6	4 Std	0,005	0,02
7	3 Std 55 min	0,6	1,7
8	3 Std 50 min	0,25	0,7
9	3 Std 45 min	0,0	0,0

Im Ureter wird kein flüssiger Harn ausgeschieden. Führt man bei den Versuchstieren beider Species eine Kanüle an der inneren Nierenöffnung ein (Kanüle II, Abb. 1) und eine zweite Kanüle (III) in den distalen sekundären Ureter, so tritt durch die Kanüle II die NKF aus, die Kanüle III bleibt trocken. Unterbleibt die Ableitung der NKF an der inneren Nierenöffnung, so fließt sie durch den intakten primären und sekundären Ureter bis zur Kanüle III weiter und tritt durch diese nach außen. Über die Minutenvolumina der Harnableitung aus dem sekundären Ureter unterrichtet Tabelle 9. Wird die Kanüle II nachträglich eingeführt, kommt der Harnfluß aus Kanüle III sofort zum Erliegen.

4. Der Mechanismus der Harnbildung in der Nierenkammer

Der Zusammenhang zwischen NKF-Produktion und Hämolymphdruck deutet darauf hin, daß die NKF kein aktiv durch die Nephrocyten

ausgeschiedenes Sekret, sondern das Produkt eines Filtrationsprozesses ist. Zur weiteren Prüfung dieser Frage wurden vergleichende Messungen der Gefrierpunkterniedrigung (Δ) und des p_H-Werts von NKF und Hämolymphe (HL) durchgeführt (s. die Tabellen 5a, 5b und 6). Zur Messung wurden nur klare NKF-Proben verwendet; die gelegentlich auftretenden, durch Harnkonkremente getrübten Proben wurden verworfen.

Tabelle 5. *Vergleich der Gefrierpunkterniedrigung der NKF mit der der HL*
Fehlerbreite ± 5%.

Lfd. Nr.	Gefrierpunkterniedrigung		Differenz HL — NKF		Bemerkungen
	der HL °C	der NKF °C	°C	% des HL-Wertes	
	a) Versuchstier: *H. pomatia*				
1	−0,251	−0,243	+0,008	+ 3,1	Lfd. Nr. 1—3: HL und NFK von je einem Versuchstier
2	−0,292	−0,260	+0,032	+10,9	
3	−0,422	−0,342	+0,080	+18,9	
4	−0,360	−0,320	+0,040	+11,1	Lfd. Nr. 4—8: HL und NKF von jeweils zwei oder drei Versuchstieren gemischt
5	−0,340	−0,302	+0,038	+11,1	
6	−0,395	−0,365	+0,030	+ 8,1	
7	−0,315	−0,305	+0,010	+ 3,1	
8	−0,380	−0,370	+0,010	+ 2,6	
9	−0,28	−0,29	−0,01	− 3	Lfd. Nr. 9—15: HL und NKF von je einem Versuchstier, 1:1 mit Aqua dest. verdünnt
10	−0,30	−0,29	+0,01	+ 3	
11	−0,30	−0,29	+0,01	+ 3	
12	−0,29	−0,29	±0,0	± 0	
13	−0,29	−0,25	+0,04	+13	
14	−0,41	−0,40	+0,01	+ 2	
15	−0,50	−0,42	+0,08	+16	
	b) Versuchstier: *A. ventricosa*				
1	−0,261	−0,231	+0,030	+11	Lfd. Nr. 1—8: HL und NKF von je einem Versuchstier
2	−0,285	−0,261	+0,024	+ 8	
3	−0,286	−0,286	±0,0	± 0	
4	−0,253	−0,260	−0,012	− 4	
5	−0,298	−0,263	+0,035	+11	
6	−0,226	−0,213	+0,013	+ 5	
7	−0,300	−0,300	±0,0	± 0	
8	−0,270	−0,246	+0,024	+ 8	
9	−0,245	−0,200	+0,045	+18	Lfd. Nr. 9: von zwei Versuchstieren

Die NKF und die HL stimmen hinsichtlich der Konzentration der osmotisch wirksamen Substanzen und hinsichtlich der Wasserstoffionenkonzentration weitgehend überein. Die Ergebnisse passen also gut zu der Vorstellung, daß die NKF ein Filtrationsprodukt der HL ist. Die NKF ist eiweißfrei; es muß demnach eine Ultrafiltration stattfinden. Mit dem Fehlen der Eiweißsubstanzen der HL ist wahrscheinlich die geringfügige Hypotonie der NKF gegenüber der HL (im Durchschnitt

6 resp. 7% des HL-Werts) zu erklären (Wegfall des kolloidosmotischen Drucks). Auch die kleine Zunahme des p_H-Werts (maximal 0,35 E bei *H. pomatia*) bzw. Abnahme des p_H-Werts (maximal −0,5 E bei *A. ventricosa*) dürfte durch das Fehlen der Hämolympheiweiße bedingt sein.

Die Geschwindigkeit des Übertritts der osmotisch wirksamen Substanzen der HL in das Lumen der Nierenkammer wurde durch die Injektion einer Ammoniumrhodanidlösung (0,002 M) in die Leibeshöhle der Schnecken geprüft. Bereits nach 5 min ließ sich in der an der inneren

Tabelle 6. *Vergleich der p_H-Werte der NKF mit der der HL*
Fehlerbreite ± 0,05 Einheiten.

Lfd. Nr.	p_H-Werte		Differenz NKF—HL	Lfd. Nr.	p_H-Werte		Differenz NKF—HL
	HL	NKF			HL	NKF	
	a) Versuchstier: *H. pomatia*				b) Versuchstier: *A. ventricosa*		
1	8,11	8,20	+0,09	1	8,09	7,98	−0,11
2	8,05	8,22	+0,17	2	8,05	7,90	−0,15
3	8,03	8,38	+0,35	3	8,10	8,20	+0,10
4	8,00	8,14	+0,14	4	8,09	8,05	−0,04
5	7,92	8,11	+0,19	5	8,30	8,20	−0,10
6	7,84	8,00	+0,16	6	8,15	7,65	−0,50
7	7,94	8,20	+0,26	7	8,04	7,94	−0,11
8	8,00	8,13	+0,13				
9	8,10	8,36	+0,26				
10	8,03	8,28	+0,25				
11	8,05	8,23	+0,18				
12	8,03	8,18	+0,14				
13	8,16	8,31	+0,15				
14	8,13	8,39	+0,26				
15	8,09	8,36	+0,27				

Nierenöffnung abgeleiteten NKF das Rhodanid-Ion nachweisen (durch Zusatz von Eisen-III-Chlorid). In dieser kurzen Zeitspanne hat sich demnach das Rhodanid zunächst in der HL verteilt, das Nephrocytenepithel durchwandert und den Weg von der Austrittsstelle ins Nierenkammerlumen bis zur inneren Nierenöffnung zurückgelegt. Die geschilderten Verhältnisse gelten für *H. pomatia*; für *A. ventricosa* wurden 20 min als kürzeste Zeit für den Übertritt des Rhodanids in die NKF gemessen. Das spricht für eine geringere Durchlässigkeit der Nephrocytenepithelien der Achatschnecken im Vergleich mit denen der Weinbergschnecke, die auch in der relativ kleineren NKF-Produktion von *A. ventricosa* zum Ausdruck kommt.

5. Die Funktionen des Ureters

Die in der Einleitung angeführte Hypothese, derzufolge die Ureterepithelien Wasser und leichtlösliche Salze ausscheiden sollen, kann durch die negativen Befunde der Ableitungsversuche (Abschnitt 3) als wider-

legt gelten. Es muß jetzt geprüft werden, inwieweit sich die Gegenthese, daß der Ureter die durch die Niere „überflüssig ausgeschiedenen Stoffe" resorbiere (SIMROTH) experimentell fundieren läßt.

Vergleicht man die quantitativen Angaben über die NKF-Produktion mit denen über die Harnausscheidung am Pneumostom (s. Abschnitt 6), so zeigt sich, daß die von Schnecken nach außen abgegebenen Harnmengen immer kleiner sind als die in der gleichen Zeitspanne und unter gleichen Bedingungen gebildeten NKF-Mengen. Im Extremfall, der Trockenruhe, wird zwar NKF produziert (maximales Minutenvolumen bei *H. pomatia* 26 mm³) Harnabgabe am Pneumostom tritt jedoch niemals ein. Der Ureter muß also die Fähigkeit haben, die von der Nierenkammer gelieferten Harnmengen regulativ zu verringern bzw. Wasserverluste durch den Harn in der Trockenruhe überhaupt zu verhindern. Die Frage wurde experimentell mit Durchspülungsversuchen angegangen. Ringerlösungen verschiedener Konzentration wurden in Abständen von 10 min in kleinen Schüben durch den Ureter gedrückt. Über die Dauer der Versuche und über die Anzahl der Ureterpassagen, die mit der jeweils verwendeten Ringermenge durchgeführt wurden, unterrichtet Spalte 17 in Tabelle 7. Zur Versuchsanordnung s. Abschnitt 2.

Das Volumen der Ringerlösung wurde vor und nach dem Durchlauf durch den Ureter gemessen (Meßwerte s. Tabelle 7, Spalten 4, 13 und 14). In allen auswertbaren Versuchen ergab sich eine Verringerung des Volumens der Spülflüssigkeit, d.h.ein Teil der Ringerlösung wurde durch das Ureterepithel aufgenommen. Das Minutenvolumen der Flüssigkeitsaufnahme liegt für *H. pomatia* zwischen 2 und 15 mm³, für *A. ventricosa* zwischen 2 und 30 mm³ (s. Tabelle 7, Spalte 15). Im Durchschnitt ergibt sich für *H. pomatia* ein Minutenvolumen von 0,248 mm³ pro Gramm Lebendgewicht, das entspricht extrapoliert einer Flüssigkeitsaufnahme von 357 mm³ in 24 Std, für eine Weinbergschnecke von 20 g also der Aufnahme von 7,1 ml pro Tag. Für *A. ventricosa* ergeben sich entsprechend ein durchschnittliches Minutenvolumen von 0,157 mm³ pro Gramm Lebendgewicht und eine Flüssigkeitsaufnahme von 226 mm³ pro Gramm Lebendgewicht in 24 Std bzw. von 22,6 ml für eine Achatschnecke von 100 g. Die angegebenen Durchschnittswerte lassen die nicht ganz gleichartigen Bedingungen in den verschiedenen Durchlaufversuchen unberücksichtigt, insbesondere die verschieden große Hypotonie der Spülflüssigkeit gegenüber der HL; sie sollen einen Eindruck von der Größenordnung der Leistungsfähigkeit der Ureter geben. Im Durchspülungsversuch wird die Fähigkeit des Ureters zur Flüssigkeitsaufnahme nicht voll ausgenutzt. Durch die Einführung und Einklammerung der Kanülen kommt das Epithel des proximalen primären Ureters auf eine Länge von 1—1,5 cm und das Epithel des distalen sekundären Ureters auf eine Länge von 2—3 cm nicht mehr mit der Spülflüssigkeit in Kontakt.

Tabelle 7. *Veränderung einer Ringerlösung während des*

Lfd. Nr.	Ringerlösung vor der Ureterpassage			Gefrierpunkterniedrigung		Hypotonie der Ringerlösung zur HL	Gewicht des Versuchstieres
	Δ °C	p_H	Volumen ml	der HL °C	der NKF °C	°C	g
1	2	3	4	5	6	7	8
							a) Versuchstier:
1	−0,22	6,86	5	—	−0,290	0,070	etwa 20
2	etwa −0,3	6,19	3	—	—	—	etwa 20
3	−0,359	6,45	5,6	−0,440	−0,380	0,081	etwa 20
4	etwa −0,3	6,95	5	—	—	—	etwa 20
5	−0,295	6,40	20	−0,360	−0,310	0,065	etwa 20
6	−0,059	6,17	5	−0,356	—	0,297	etwa 20
7	−0,059	6,17	5	−0,381	—	0,322	etwa 20
8	−0,059	6,17	2	—	—	—	etwa 20
9	−0,093	6,20	4	−0,335	—	0,242	24
10	−0,093	6,20	3,9	−0,315	—	0,222	14
11	−0,093	6,20	4,2	—	—	—	19
							b) Versuchstier:
1	−0,088	6,80	5	−0,275	—	0,187	40
2	−0,088	6,80	7	−0,260	—	0,172	95
3	—	7,10	5	—	—	—	—
4	—	7,10	5	—	—	—	—
5	−0,095	6,45	7	−0,293	—	0,198	85
6	−0,095	6,45	5	−0,325	—	0,230	110
7	−0,080	6,59	6	−0,380	—	0,300	75
8	−0,080	6,59	6	—	—	—	110
9	−0,080	6,59	8	—	—	—	—
10	−0,080	6,59	6	−0,300	—	0,220	75
11	−0,097	6,11	6	−0,322	—	0,225	80
12	−0,097	6,11	5	−0,335	—	0,238	85
13	−0,097	6,89	—	—	—	—	—
14	−0,097	6,89	7	−0,339	—	0,242	85
15	−0,231	—	5	−0,271	—	0,040	90
16	−0,231	—	5	−0,294	—	0,050	125
17	−0,231	6,49	—	—	—	—	—
18	−0,231	—	9	−0,296	—	0,052	110
19	−0,231	6,56	6	−0,306	—	0,062	85
20	−0,231	6,60	4,1	−0,360	—	0,267	90

Neben der Fähigkeit der Ureterepithelien, Flüssigkeit aus dem Ureterlumen aufzunehmen, dürfte der Harnleiter zusätzlich durch den Widerstand, den er der einströmenden NKF entgegensetzt, den Harnfluß einschränken, da zur Überwindung des Widerstandes eine Erhöhung des Druckes in der Nierenkammer notwendig ist, die die NKF-Produktion vermindert. Im Falle der Ableitung der NKF durch Kanülen (Widerstand der Kanülen etwa 2 cm Wassersäule) ist die NKF-Produktion wahrscheinlich infolge des geringeren Strömungswiderstandes etwas höher als im intakten Tier. Die Stauung des Harns im Ureter wird besonders durch den Verschluß der muskulösen Endklappe des Ureters am

Durchlaufs durch den primären und sekundären Ureter

Ringerlösung nach der Ureterpassage						Minutenvolumen	Versuchsdauer		Zahl der Passagen
Δ °C	Differenz °C	pH	Differenz	Volumen ml	Differenz ml	mm³	h	min	
9	10	11	12	13	14	15	16		
H. pomatia									
−0,220	±0,0	6,77	−0,09	4,6	0,4	3	2		2
—	—	7,22	+1,03	—	—	—	1	10	1
−0,365	−0,006	7,26	+0,81	5,0	0,6	3	2	45	2
—	—	7,00	+0,05	3,2	1,8	15	2		2
−0,315	−0,020	7,20	+0,80	—	—	—	3	30	6
−0,069	−0,010	7,38	+1,23	3,8	1,2	5	4	20	2
−0,090	−0,031	7,48	+1,29	4,0	1,0	8	2	40	1
—	—	—	—	1,8	0,2	2	1	30	1
—	—	8,04	+1,84	3,1	0,9	3	5		2
—	—	7,94	+1,74	2,6	1,3	3	6		1
—	—	7,60	+1,0	3,3	0,9	2	5	30	2
A. ventricosa									
−0,105	−0,012	8,41	+1,61	3,8	1,2	4	5		3
−0,110	−0,022	8,61	+1,81	3,6	3,4	14	6		3
—	—	7,98	+0,88	—	—	—	1		1
—	—	7,59	+0,49	—	—	—	2		2
−0,102	−0,007	7,99	+1,54	3,7	3,3	18	3		4
−0,120	−0,025	7,99	+1,54	3,3	1,7	19	1	50	2
—	—	8,22	+1,63	1,9	4,1	16	4	15	4
—	—	7,94	+1,35	2,4	3,6	25	2	20	3
—	—	7,20	+0,78	—	—	—	1		1
−0,078	+0,020	7,37	+0,78	4,8	1,2	8	2	15	2
—	—	8,04	+1,93	2,9	3,1	13	3	45	3
—	—	8,21	+2,10	3,6	1,4	6	3	35	3
—	—	7,61	+0,73	—	—	—	—	50	1
−0,097	±0	7,96	+1,07	3,5	3,5	18	3	10	3
−0,196	+0,035	—	—	3,1	1,9	15	2		3
−0,216	+0,015	—	—	4,7	0,3	2	2		2
−0,251	−0,020	7,55	+1,06	—	—	—	1		2
−0,221	+0,010	—	—	4,9	4,1	30	2	15	3
−0,236	−0,006	7,60	+1,04	4,6	1,4	10	2	15	3
—	—	8,09	+1,49	2,1	2,0	16	2		3

Pneumostom bewirkt; durch die Schließung des Pneumostoms kann die Uretermündung zeitweilig noch fester verschlossen werden, als das mit der Endklappe allein möglich ist. Der Widerstand der von den Falten und Zotten der Ureterwand dem ausströmenden Harn entgegengesetzt wird, fällt nicht ins Gewicht; die Minutenvolumina, die bei der Ableitung des Harns aus dem distalen sekundären Ureter erzielt werden (s. Tabelle9) liegen in der gleichen Größenordnung wie die Minutenvolumina der NKF-Produktion.

Im Verlauf der Durchspülungsversuche wurde beobachtet, daß der Durchmesser des Ureterlumens und seine Kapazität bei trocken

gehaltenen Achatschnecken kleiner war als bei feucht gehaltenen Tieren. Leider reichte das Tiermaterial zur genaueren Nachprüfung des Phänomens nicht aus. Möglicherweise ist die Ureterverengung und die damit verbundene Erhöhung des Widerstandes eine Maßnahme zur Verstärkung des Harnrückstaues bei Wassermangel.

Neben der Volumenmessung der Ringerlösungen vor und nach dem Kontakt mit dem Ureterepithel wurde auch die Gefrierpunkterniedrigung der Spülflüssigkeit vor und nach der Ureterpassage gemessen und mit der Gefrierpunkterniedrigung der HL des gleichen Versuchstieres verglichen. In allen Versuchen waren die verwendeten Ringerlösungen in wechselndem Ausmaß hypotonisch gegenüber der HL. Die Ergebnisse der Gefrierpunktmessung sind nicht einheitlich. Besonders interessieren die Fälle, in denen der Δ-Wert der Spülflüssigkeit gleichbleibt oder abnimmt (Tabelle 7, lauf. Nr.: a 1, 3 und b 5, 10, 14, 19 sowie b 15, 16, 18). Gleichbleibender bzw. abnehmender Δ-Wert bedeutet, verbunden mit gleichzeitiger Volumenverminderung, daß der Ringerlösung im Ureterlumen sowohl Wasser als auch Salze entzogen wurden. Die Aufnahme der Salze erfolgte gegen das Konzentrationsgefälle, kann also nicht mit Diffusion erklärt werden; es muß vielmehr ein aktiver Salztransportmechanismus angenommen werden, der mit energieliefernden Prozessen gekoppelt sein muß.

Tabelle 8. *Vergleich der Gefrierpunkterniedrigung der Hämolymphe (HL), der Nierenkammerflüssigkeit (NKF) und des Harns aus dem distalen sekundären Ureter (= Sekundärharn, SH)*

Versuchstier: *A. ventricosa*.

Lfd. Nr.	Gefrierpunkterniedrigung			Differenz NKF—SH		Bemerkungen
	der HL °C	der NKF °C	des SH °C	°C	%	
1	—0,285	—0,261	—0,166	0,095	36	
2	—	—0,286	—0,151	0,135	47	
3	—	—0,270	—0,095	0,175	64	Sammelprobe
4	—0,226	—0,213	0,080	0,133	62	
5	—0,270	—0,246	—0,128	0,118	62	
6	—0,290	—0,265	—0,095	0,170	64	
7	—	—0,280	—0,128	0,160	57	Sammelprobe

Die Salzresorption im Ureter läßt sich noch deutlicher als im Durchströmungsversuch demonstrieren, wenn man die Gefrierpunkterniedrigung des Harns aus dem distalen sekundären Ureter mit der Gefrierpunkterniedrigung der anschließend abgeleiteten NKF des gleichen Versuchstieres vergleicht (s. Tabelle 8, Versuchstier: *A. ventricosa*). Bei *H. pomatia* ist es schwierig, nach 3 ml Harn aus dem sekundären Ureter noch 3 ml NKF vom gleichen Versuchstier zu gewinnen. Es wurde daher

der Gefrierpunkt des Harns aus dem distalen sekundären Ureter mit dem der HL verglichen, da die NKF erfahrungsgemäß gegenüber der HL isotonisch oder nur schwach hypotonisch ist (Meßwerte s. Tabelle 5). In allen Fällen war der Harn aus dem distalen sekundären Ureter deutlich hypotonisch gegenüber den NKF bzw. den HL-Meßwerten für *H. pomatia* (s. Tabelle 9).

Tabelle 9. *Vergleich der Gefrierpunkterniedrigung der HL und der des SH*
Versuchstier: *H. pomatia*.

Lfd. Nr.	Gefrierpunkterniedrigung		Differenz		SH-Menge pro min	Bemerkungen
	der HL °C	des SH °C	°C	% des HL-Wertes	mm³	
1	−0,313	−0,063	0,250	79	15	
2	−0,238	−0,111	0,127	53	43	
3	−0,263	−0,125	0,138	52	40	
4	−0,225	−0,119	0,106	46	37	
5	−0,311	−0,165	0,146	46	7; 11	Sammelprobe von
6	−0,370	−0,184	0,186	50	5; 6	2 Versuchstieren
7	−0,444	−0,318	0,126	39	33	1:1 verdünnt
8	−0,339	−0,234	0,105	30	2	
9	−0,349	−0,230	0,119	34	2	
10	−0,320	−0,158	0,162	50	53	
11	−0,341	−0,201	0,140	41	42	

Mit der Salzrückresorption aus dem Ureter wird ein osmotisches Gefälle geschaffen; die hypertonische HL saugt aus dem Harn Wasser an und bewirkt damit eine Verminderung des Harnvolumens. Neben der rein osmotisch bedingten Wasseraufnahme aus dem Harn in die HL erfolgt wahrscheinlich eine mit der Salzresorption gekoppelte Wasseraufnahme, indem zusammen mit den Salzionen auch die Wasserhüllen dieser Ionen aufgenommen werden. Anhaltspunkte dafür liefern die Ergebnisse der Durchspülungsversuche. Dividiert man nämlich den numerischen Wert der pro Minute und Gramm Lebendgewicht berechneten Volumenverminderung der Spülflüssigkeit durch den numerischen Wert der Hypotonie, ausgedrückt in $^1/_{100}{}^0$ C Gefrierpunktdifferenz, so zeigt sich, daß bei geringer Hypotonie der Spülflüssigkeit gegenüber der HL die Volumenverminderung relativ größer ist als bei stark ausgeprägter Hypotonie (s. Tabelle 10a und b). Das Phänomen läßt sich nur dadurch erklären, daß bei geringer Hypotonie der Spülflüssigkeit die Salzresorption erleichtert ist, da nur ein geringes Konzentrationsgefälle überwunden werden muß und entsprechend der lebhaften Salzaufnahme auch viel Hydratisationswasser den Ureter verläßt. Bei rein osmotisch bedingter Wasseraufnahme müßte deren Minutenvolumen um so größer sein, je ausgeprägter die Hypotonie ist; bei Division des numerischen Werts der

Wasseraufnahme durch den numerischen Wert der Hypotonie müßte sich immer ein annähernd gleicher Quotient ergeben.

Tabelle 10. *Beziehung zwischen dem Minutenvolumen der Rückresorption und dem Ausmaß der Hypotonie der als Spülflüssigkeit benutzten Ringerlösung gegenüber der Hämolymphe*

(Unter Verwendung der Meßwerte aus Tabelle 7)

Lfd. Nr.	Minutenvolumen je g Lebendgewicht $^1/_{1000}$ mm³	Hypotonie $^1/_{100}$ °C	Minutenvolumen je g und $^1/_{100}$ °C Differenz $^1/_{1000}$ mm³	Bemerkungen
1	2	3	4	5
	a) Versuchstier: *H. pomatia*			
1	150[1]	7	21	Durchschnitt der
2	150[1]	8	18	Werte in Spalte 4:
3	750[1]	9 *	83	Lfd. Nr. 1—3 = 40
4	250[1]	29	8	
5	400[1]	32	12	
6	100[1]	25 *	4	Lfd. Nr. 4—9 = 7
7	127[1]	24	5	
8	211[1]	22	9	
9	105	20 *	5	
	b) Versuchstier: *A. ventricosa*			
1	213	30	7	Durchschnitt der
2	177	26	6	Werte in Spalte 4:
3	211	24	7	Lfd. Nr. 1—11 = 7
4	276	23	3	
5	172	23	7	
6	162	22	7	
7	106	22	9	
8	227	20 *	11	
9	211	19	11	
10	100	18	5	
11	147	17	8	
12	117	6	19	Lfd. Nr. 12—15 = 27
13	160	5	32	
14	15	5	3	
15	273	5	54	

[1] Für die Werte Nr. 1—8 der Spalte 2 fehlen die Gewichtsbestimmungen der Versuchstiere. Die angegebenen Zahlen basieren auf einem angenommenen Durchschnittsgewicht von 20 g.

Die in Spalte 3 mit einem * versehenen Hypotonieangaben sind ebenfalls Schätzwerte.

Der p_H-Wert der im Durchspülungsversuch verwendeten Ringerlösungen wird durch den Kontakt mit dem Ureterepithel nach der alkalischen Seite verschoben (Meßwerte s. Tabelle 7, Spalten 3, 11 und 12). Auch der Vergleich der p_H-Werte von Harn aus dem distalen sekundären

Ureter mit denen der NKF ergibt regelmäßig einen höheren p_H-Wert für den Harn aus dem sekundären Ureter (s. Tabelle 11). Der Harn aus dem sekundären Ureter beider Species hat den gleichen p_H-Wert (im Durchschnitt aller Meßwerte *H. pomatia* 8,47, *A. ventricosa* 8,46). Die NKF von *H. pomatia* ist etwas alkalischer als die von *A. ventricosa* (Durchschnittswert 8,31 gegenüber 8,01); dementsprechend ist die Verschiebung

Tabelle 11. *Vergleich des p_H-Werts der NKF mit dem des SH.*
Beide Harnproben vom gleichen Versuchstier. Fehlerbreite ± 0,05 Einheiten.

Lfd. Nr.	p_H-Wert		Differenz SH—NKF	Lfd. Nr.	p_H-Wert		Differenz SH—NKF
	NKF	SH			NKF	SH	
Versuchstier: *H. pomatia*				Versuchstier: *A. ventricosa*			
1	8,23	8,47	0,24	1	8,20	8,34	0,14
2	8,18	8,20	0,02	2	8,05	8,72	0,65
3	8,31	8,50	0,19	3[1]	7,95	8,53	0,58
4	8,39	8,42	0,03	4	8,15	8,34	0,19
5	8,36	8,47	0,11	5	8,08	8,50	0,42
6	8,44	8,62	0,18	6	7,67	8,39	0,72
7	8,40	8,67	0,27				
8	8,41	8,57	0,16				
9	8,15	8,39	0,24				
10	8,26	8,51	0,25				

[1] Sammelprobe

des p_H-Werts im Ureter der Achatschnecke größer als die bei der Weinbergschnecke (0,45 E gegenüber 0,17 E). Im Durchspülungsversuch lagen die p_H-Werte der verwendeten Ringerlösungen niedriger als die der NKF (im Durchschnitt in allen Versuchen mit *H. pomatia* bei 6,44, im Durchschnitt aller Versuche mit *A. ventricosa* bei 6,66). Der Kontakt mit dem Ureterepithel führt zu einem durchschnittlichen p_H-Anstieg von 0,97 E (Weinbergschnecke) bzw. 1,16 E (Achatschnecke). Das Niveau der p_H-Werte des Harns aus dem sekundären Ureter wird in Einzelfällen erreicht, im Durchschnitt liegt der p_H-Wert der Ringerlösungen nach der Ureterpassage unter diesem Niveau (*H. pomatia* 7,41, *A. ventricosa* 7,82).

Welche Vorgänge im einzelnen zu den beobachteten Verschiebungen der Wasserstoffionenkonzentration im Ureter führen, ist noch nicht geklärt; vorläufig kann man die folgenden Arbeitshypothesen aufstellen:

a) Durch das Ureterepithel werden alkalisch reagierende Stoffe in den Harn ausgeschieden, in Frage kämen etwa Natrium- oder Ammoniumkarbonat;

b) aus der einströmenden NKF werden selektiv neutral reagierende Salze (Chloride) durch die Ureterepithelien aufgenommen unter Zurückbleiben der alkalisch reagierenden Bikarbonate;

c) zwischen Harn und HL erfolgt unter Vermittlung des Ureterepithels ein Austausch von Ionen, etwa derart, daß Chlorid-Ionen den Harn im Austausch gegen Bikarbonat-Ionen verlassen.

Zusammenfassend kann zur Frage der Funktionen des Ureters folgendes gesagt werden: Bei den beiden untersuchten Species ist der Ureter

ein der Nierenkammer vorgeschaltetes Kontrollorgan, das in den Wasserhaushalt und den Mineralhaushalt eingreift. Die aktive Rückresorption von Salzen aus dem Harn ist gleichzeitig der „Motor" für die Rückgewinnung von Wasser. Das Ineinandergreifen beider Vorgänge führt zur Verminderung des Harnvolumens im Ureter. Wird viel NKF produziert, so wird ihr im Ureter ein Teil der gelösten Salz-Ionen zusammen mit ihren Wasserhüllen entzogen (partielle Harnrückresorption), der Rest wird als „definitiver Harn" nach außen abgegeben. Man kann also die NKF auch als „Ur-" oder „Primärharn" bezeichnen, der im Ureter mengenmäßig reduziert und in seiner Zusammensetzung verändert wird. Im Rahmen dieser Arbeit wird der mittels Kanülen aus dem sekundären Ureter abgeleitete Harn als „Sekundärharn" (SH), der nach außen abgegebene Harn als „Endharn" (EH) bezeichnet.

Liegt das Primärharnangebot unter der Rückresorptionskapazität des Ureters, so tritt totale Resorption des Harns ein; es wird kein Endharn mehr ausgeschieden. Dieser Zustand ergibt sich, wenn die Schnecken mehrere Tage lang dursten müssen (s. folgenden Abschnitt). Die Rückresorptionskapazität des Ureters von *A. ventricosa* hat die gleiche Größenordnung wie die Primärharnausscheidung bei „langfristiger" Ableitung der NKF (vgl. Tabelle 2 und 7, Spalte 15). *H. pomatia* produziert auch während der Trockenruhe noch relativ große Primärharnmengen. Die Minutenvolumina der NKF-Ausscheidung erreichen im Durchschnitt höhere Werte als die im Durchspülungsversuch gefundenen Minutenvolumina der Rückresorption (8,6 mm^3/min gegenüber 5 mm^3/min). Wahrscheinlich ist die Primärharnproduktion in der normalen, nichtoperierten Weinbergschnecke während der Trockenruhe durch die Rückstauwirkung des Ureters und seiner Endklappe kleiner, als es im Ableitungsversuch der Fall ist; die Rückresorptionskapazität ist im Normaltier mit Sicherheit etwas größer, da die experimentellen Eingriffe im Durchspülungsversuch die Resorption beeinträchtigen, so daß im Endeffekt auch bei *H. pomatia* die totale Rückresorption des Primärharnangebots bei Wassermangel und während der Trockenruhe verständlich ist.

6. Die Endharnabgabe von A. ventricosa und H. pomatia

Die Endharnabgabe erfolgt bei *A. ventricosa* normalerweise durch langsames Heraussickern des Harns aus der äußeren Nierenöffnung. Werden die Achatschnecken zum raschen Zurückziehen des Fußes veranlaßt, geben sie, meist mit einem spratzenden Geräusch, Harn am Pneumostom ab, unter Umständen in Form eines Harnstrahls. Bei *H. pomatia* ist die Harnabgabe infolge der Kleinheit des Tieres wenig

auffällig. Sie läßt sich jedoch im Sammelglas eindeutig nachweisen. Maximal wurden folgende Harnmengen gemessen:

A. ventricosa, Harnabgabe nach Reizung des Tieres: 5,3 ml; spontane Harnabgabe im Sammelglas 15,6 ml in 12 Std; Lebendgewicht des Versuchstieres 140 g.

H. pomatia, spontane Harnabgabe im Sammelglas 3,9 ml in 20 Std; Lebendgewicht des Versuchstieres 19 g.

Die Tabelle 12 gibt eine Vorstellung von den Harnmengen, die im Verlauf mehrerer Tage von *A. ventricosa* ausgeschieden werden (Bedingungen s. Abschnitt 1). Die quantitativen Beziehungen zwischen Wasser- und Futteraufnahme[1] und der sich anschließenden Harnabgabe wurde in mehreren Versuchsreihen mit *A. ventricosa* verfolgt[2]. In den Abb. 5a, b u. c sind die Gewichtszunahmen bzw. Gewichtsabnahmen und die abgegebenen Harnmengen an 3 Beispielen graphisch dargestellt. Die Wässerung bewirkt einen starken Anstieg des Gewichts; Zunahmen von 10% des Anfangsgewichts sind häufig; die höchste beobachtete Gewichtszunahme betrug 18%. Howes u. Wells (1934) und Künkel (1899) geben Zahlen gleicher Größenordnung für die Wasseraufnahme von *H. pomatia*. Der sich während des Aufenthalts in den Sammelgläsern ergebende Gewichtsverlust beruht auf der Abgabe von Kot und Harn und dem — im Versuch niedrig gehaltenen — Gewichtsverlust durch Verdunstung. Ferner ergeben sich Gewichtsverluste durch die Veratmung der aufgenommenen Nährstoffe und der Abgabe von Schleim. Der Anteil des Harns kann bis zu 72% des Gesamtgewichtverlusts betragen.

Der Harnfluß beginnt nach der Injektion von Wasser oder Ringerlösung in die Leibeshöhle etwa nach einer Stunde. Bei oraler Wasseraufnahme oder Wasseraufnahme durch die Haut beginnt die Harnausscheidung nach etwa 5 Std. Hält man die Schnecken nach der Tränkung ohne erneute Wasserzufuhr bei hoher Luftfeuchte, so geben sie die Hauptmenge des Harns innerhalb der ersten 24 Std nach der Wässerung ab. Bei *H. pomatia* wurde noch nach 2 Tagen, bei *A. ventricosa* noch nach 5 Tagen die Abgabe kleiner Harnmengen beobachtet. Unterbleibt weitere Wasserzufuhr, so gehen die Schnecken nach und nach in Trockenruhe über. Naturgemäß steht die Menge des abgegebenen Endharns in Zusammenahng mit der Menge des aufgenommenen Wassers. Der

[1] Die gesamte Gewichtszunahme wurde als Wasseraufnahme gewertet, da das Futter zu einem sehr hohen Prozentsatz Wasser enthält.

[2] Insgesamt wurden 6 Versuchsreihen durchgeführt, 3 über einen Zeitraum von 8 Tagen mit insgeamt 14 Versuchstieren und 3 Versuchsreihen über 20 Tage mit gleichfalls 14 Versuchstieren.

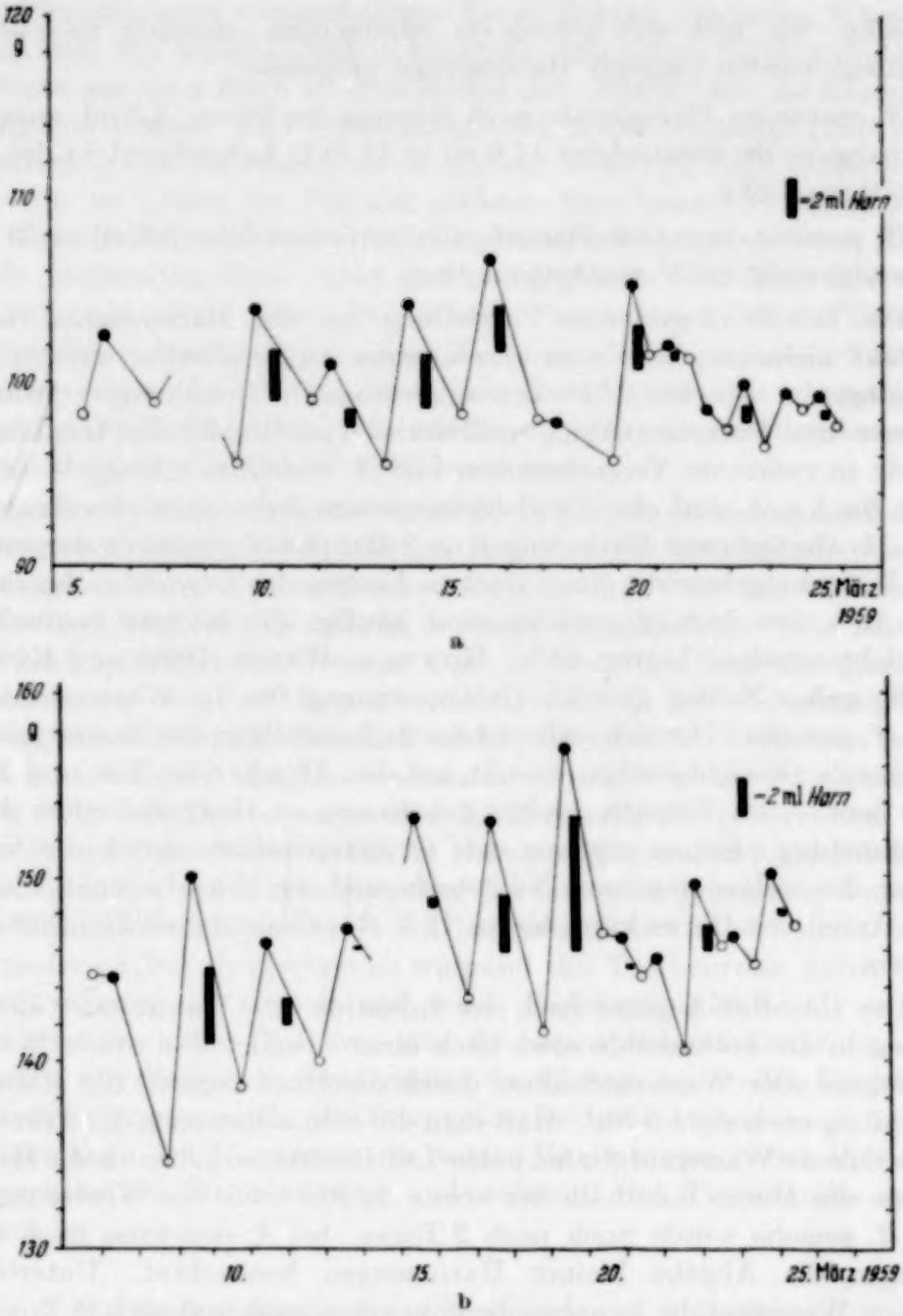

Abb. 5a—c. Beziehungen zwischen der Wasseraufnahme und der Endharnabgabe von *A. ventricosa*. Ausgefüllte Kreise: Gewicht der Versuchstiere nach Tränkung und Fütterung. Nichtausgefüllte Kreise: Gewicht der Versuchstiere am Ende der Harnsammelperiode (ohne Zufuhr von Nahrung und Wasser). Schwarze Säulen: spontane Harnabgabe (siehe Maßstab im Bild)

Zusammenhang läßt sich jedoch, wie die quantitative Untersuchung zeigte, nicht so eng fassen, daß mit einer bestimmten prozentualen Zunahme des Wassergehalts der Schnecken auch eine EH-Abgabe von abschätzbarer Größe verknüpft wäre.

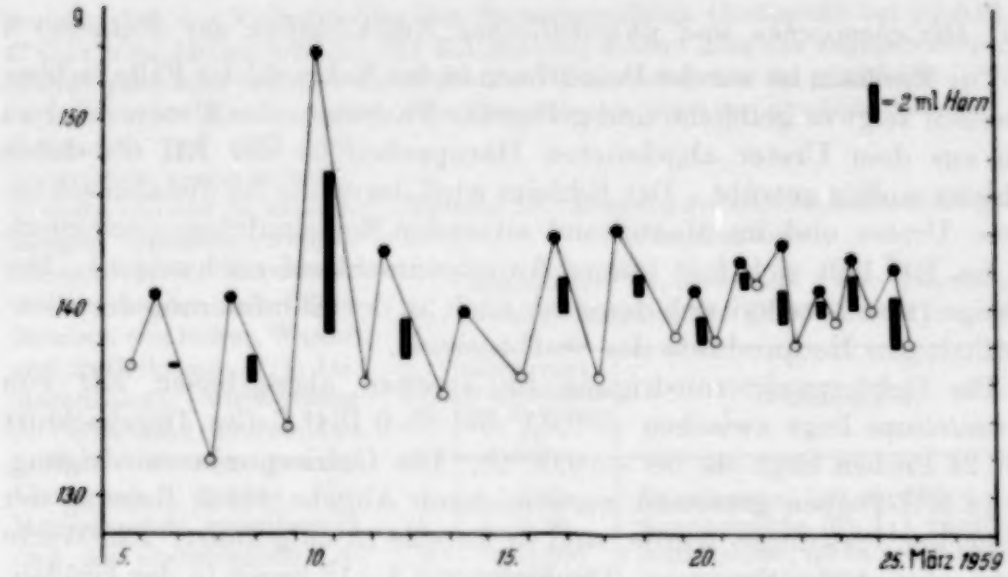

Abb. 5 c

Tabelle 12. *Endharnabgabe von H. pomatia und A. ventricosa*

Versuchsdauer	Fütterungen und Tränkungen: Anzahl	Fütterungen und Tränkungen: durchschnittliche Dauer	Versuchstier	Gewicht	Harnmenge
d		Std	Nr.	g	ml
a) Versuchstier: *H. pomatia*					
9	3	21	2	19	3,4
			3	18	4,1
			4	20	4,3
			6	17	0,3
			7	18	2,0
			8	19	1,4
			9	15	2,3
23	12	15	1	16	5,9
			2	16	10,6
			3	12	7,3
			4	16	8,2
			5	17	5,3
			6	17	8,0
			7	20	7,7
			8	18	3,1
			9	11	1,0
5	3	15	1	17	1,2
			2	15	2,3
			3	13	1,0
			4	19	1,7
			5	22	0,6
			6	14	0,3
			7	17	0,0
			8	17	3,5
			9	17	0,6

Versuchsdauer	Fütterungen und Tränkungen: Anzahl	Fütterungen und Tränkungen: durchschnittliche Dauer	Versuchstier	Gewicht	Harnmenge
d		Std	Nr.	g	ml
b) Versuchstier: *A. ventricosa*					
18	12	15	4	98	8,8
			10	103	7,2
			11	140	23,5
			18	126	15,8
			23	97	12,2
12	5	9	1	141	27,7
			2	108	1,8
			3	131	6,7
			4	166	28,7
15	5	6	5	166	35,0
			6	148	24,4
			7	113	12,6
14	5	15	4	171	14,1
			9	102	0,1
			14	147	16,4
			27	82	1,8
			28	119	10,2
6	5	8	4	171	6,6
			9	102	3,9
			14	147	1,6
			27	82	1,5
			28	119	2,5

7. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Endharns

Der Endharn ist wie der Primärharn in der Mehrzahl der Fälle farblos, zuweilen zeigt er gelbliche und gelbgrüne Farbtöne. Im Unterschied zu den aus dem Ureter abgeleiteten Harnproben ist der EH oft durch Schleim wolkig getrübt. Der Schleim wird durch die im distalen sekundären Ureter und im Mantelrand sitzenden Schleimdrüsen produziert.

Im EH läßt sich fast immer Ammoniumchlorid nachweisen[1]. Der flüssige Harn beteiligt sich demnach auch an der Eliminierung der stickstoffhaltigen Endprodukte des Stoffwechsels.

Die Gefrierpunkterniedrigung im spontan abgegebenen EH von *A. ventricosa* liegt zwischen —0,03 und —0,184° C (im Durchschnitt von 24 Proben liegt sie bei —0,09°C). Die Gefrierpunkterniedrigung, die in EH-Proben gemessen wurden, deren Abgabe durch Reizung der Schnecken erzwungen wurde, sind in Tabelle 13 aufgeführt. Die Werte zeigen eine starke Streuung. Die Meßwerte 1—13 liegen in der Größenordnung der Gefrierpunkterniedrigung der HL, die übrigen Proben erweisen sich als mehr oder minder hypotonisch. Die Abgabe von Harn mit hohen Salzkonzentrationen ist dadurch bedingt, daß die Schnecken durch die Reizung veranlaßt werden, ihren Harn vorzeitig zu entleeren. Bei heftiger Kontraktion der Versuchstiere besteht wahrscheinlich ein Teil der ausgepreßten Harnmenge aus unveränderter NKF. In vier EH-Sammelproben von *H. pomatia* wurden Gefrierpunkterniedrigungen zwischen —0,06 und —0,10° C gemessen; es handelte sich um spontan abgegebenen Harn.

8. Die Kohlensäureanhydratase in den Exkretionsorganen von H. pomatia und A. ventricosa

Die Kohlensäureanhydratase (abgekürzt KA) katalysiert die folgende Reaktion:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3.$$

a) Meßmethodik. Die Messung der KA-Aktivität erfolgte nach der von ROUGHTON u. BOOTH (1946) angebenen Methode[2], die etwas modifiziert wurde. Gemessen wird die katalytische Beschleunigung der Hydratisierung von Kohlendioxyd zu Kohlensäure in einer mit Bromthymolblau angefärbten Veronalpufferlösung (0,022 M Diäthylbarbitursäure in 0,022 M Natriumdiäthylbarbitursäure, p_H 7,95). In Abweichung von der Originalmethode dienten als Meßgefäße Tablettengläschen von 6 cm Höhe und 0,7 cm Breite, die mit gutsitzenden Gummistopfen verschlossen werden. In die Gläschen wurden zur Leerwertmessung 3 ml Pufferlösung und 1 ml bidest. Wasser gegeben. Mit einer Ganzglasspritze werden in die Lösung 3 ml einer CO_2-Lösung gespritzt. Die Lösung wird hergestellt durch Einleiten von Kohlendioxyd in bidest. Wasser von 0° C. Die Kohlendioxydkonzentration wurde so ein-

[1] Nachweis durch NESSLERS Reagenz und durch Freisetzen des Ammoniaks durch Zusatz von Natronlauge zum Harn.

[2] Weitere Angaben über die Meßmethodik bei TRETHEWIE u. DAY (1949), KIRK u. HANSEN (1953) und KELLER (1953).

gestellt, daß der Farbumschlag des Bromthymolblau (Endpunkt bei p_H 6,3) bei 0° C in etwa 140 sec erfolgt. Zur KA-Messung ersetzt man das zugegebene bidest. Wasser ganz oder teilweise durch die auf Fermentaktivität zu prüfenden Gewebsextrakte oder Homogenisate. Die Zusatzmenge wird so gewählt, daß die Reaktionszeit auf 50% des Leerwertes verkürzt wird. Gewebe, die nur in kleinen Mengen erhalten werden können, z. B. Ureterepithelien, wurden mit einem Gemisch von bidest. Wasser und Pufferlösung (1:1) homogenisiert; Verdünnung im Verhältnis 1:19. Standen größere Gewebemengen zur Verfügung, wurden die Homogenisate zentrifugiert und die überstehende Lösung zur Messung verwendet. Aufbewahrung der Lösungen und Homogenisate bei 0° C.

Als KA-Einheit gilt die Fermentmenge, die die Reaktionszeit für die Leerwertmessung (= Normalzeit) auf die Hälfte verkürzt. Für die Aktivitätsberechnung wurden mindestens 5 Einzelmessungen vorgenommen, zuzüglich 2—3 Messungen zur Bestimmung der Zusatzmenge zur Erzielung einer 50%igen Normalzeiterniedrigung. Nach je 2 Fermentmessungen erfolgte eine Leerwertbestimmung. Die Berechnung der KA-Einheiten wurde mit den Durchschnittswerten der Leerwert- und Fermentmessungen durchgeführt. Die angegebenen Aktivitätszahlen beziehen sich auf 1 g Frischgewebe. Fehlerbreite der Methode ± 10%.

Tabelle 13. *Messung der Gefrierpunkterniedrigung im Endharn*

Versuchstier: *A. ventricosa*. Die Harnabgabe wurde durch Reizung der Versuchstiere provoziert.

Lfd. Nr.	Gefrierpunkterniedrigung des Erdharns °C	Bemerkungen[1]
1	—0,35	Einzelprobe, 1:2 verdünnt
2	—0,30	Sammelprobe (6), 1:1 verdünnt
3	—0,286	Einzelprobe, nicht verdünnt
4	—0,283	Sammelprobe (2), nicht verdünnt
5	—0,276	Sammelprobe (3), nicht verdünnt
6	—0,27	Sammelprobe (6), 1:1 verdünnt
7	—0,24	Sammelprobe (4), 1:2 verdünnt
8	—0,24	Sammelprobe (5), 1:1 verdünnt
9	—0,23	Sammelprobe (3), 1:3 verdünnt
10	—0,220	Einzelprobe, nicht verdünnt
11	—0,21	Sammelprobe (2), 1:2 verdünnt
12	—0,206	Sammelprobe (2), nicht verdünnt
13	—0,20	Sammelprobe (2), 1:2 verdünnt
14	—0,190	Einzelprobe, nicht verdünnt
15	—0,19	Einzelprobe, 1:3 verdünnt
16	—0,176	Sammelprobe (5), nicht verdünnt
17	—0,17	Sammelprobe (3), 1:1 verdünnt
18	—0,16	Einzelprobe, 1:1,5 verdünnt
19	—0,157	Sammelprobe (3), nicht verdünnt
20	—0,14	Sammelprobe (3), 1:2 verdünnt
21	—0,14	Einzelprobe, 1:2 verdünnt
22	—0,12	Sammelprobe (5), 1:1 verdünnt
23	—0,10	Sammelprobe (8), 1:2 verdünnt
24	—0,08	Sammelprobe (3), 1:3 verdünnt
25	—0,08	Einzelprobe, 1:2 verdünnt
26	—0,06	Sammelprobe (3), 1:1 verdünnt

[1] Die in der Tabelle angegebenen Gefrierpunkterniedrigungen beziehen sich auf nicht verdünnten Harn. Für die Harnproben, die nur verdünnt gemessen werden konnten, wurde der Tabellenwert aus dem Meßwert und der angewandten Verdünnung berechnet.

Kontrollmessungen erfolgten mit Extrakten oder Homogenisaten, die auf 100° C erhitzt wurden, oder durch Zusatz von Diamox[1] zur Pufferlösung (Endkonzentration während der Messung 100 mg-%). Diamox ist ein spezifischer Hemmstoff der KA

[1] Diamox = 2-Acetylamino-1,3,4-thiodiazol-5-sulfonamid. Die Reinsubstanz wurde freundlicherweise von der Fa. Cyanamid GmbH, München, zur Verfügung gestellt.

der daraufhin untersuchten Wirbeltiere; da er sich auch gegenüber der KA von *H. pomatia* und *A. ventricosa* als wirksam erweist, darf man annehmen, daß die KA der beiden Schneckenspecies nicht nur hinsichtlich der katalytischen Aktivität, sondern auch hinsichtlich der chemischen Struktur der Wirkgruppen Ähnlichkeit mit der der Wirbeltiere aufweist.

Einige Messungen wurden nach der Methode von BRINKMAN durchgeführt (s. LEINER 1942), bei der die Reaktionsgeschwindigkeit der Hydratisierung des Kohlendioxyds in Karbonatpufferlösung mit Phenolrotzusatz gemessen wird. Die nach der Brinkmanschen Methode durchgeführten Messungen hatten orientierenden Charakter. Sie dienten insbesonders der Beantwortung der Frage, wo überhaupt im Schneckenorganismus KA vorkommt. Quantitativ lassen sich die Meßwerte nur insofern auswerten, als man auf Grund der Normalzeitverkürzung und der Konzentration der Extrakte eine Reihenfolge der untersuchten Organe von den KA-reichen zu denen mittleren oder geringen Fermentgehaltes aufstellen kann.

b) Ergebnisse. Vergleicht man die KA-Aktivität von Perikard, Herz, Nierenkammer, primärem und sekundärem Ureter[1] von *A. ventricosa* miteinander, so erweist sich der Ureter als das KA-reichste Organ (s. Tabelle 14). Die Epithelien des primären Ureters enthalten mehr KA als

Tabelle 14. *Aktivität der Kohlensäureanhydratase in den Exkretionsorganen von A. ventricosa*

Lfd. Nr.	Zahl der präparierten Tiere	KA-Aktivität des untersuchten Organs in Einheiten pro Gramm Frischgewicht					Bemerkungen
		Herz	Perikard	Nierenkammer	Ureter		
					primärer	sekundärer	
1	3	—	25	20	115	40	Aktivitätsverlust durch unsachgemäße Aufbewahrung
2	3	—	—	35	333	135	Versuchstiere aktiv
3	3	—	20	20	190	72	Versuchstiere 5 Wochen trocken gehalten
					165[1]	80[1]	
4	3	—	32	25	305	165	Versuchstiere aktiv
5	3	40	30	—	210	102	Aktivitätsverlust durch unsachgemäße Aufbewahrung
					200[1]	92[1]	
6	1	—	—	—	210		Lfd. Nr. 6—8: primärer und sekundärer Ureter gemeinsam extrahiert
7	1	—	—	—	222		
8	1	—	—	—	160		

[1] Zweitmessung des gleichen Homogenisats.

die des sekundären Ureters. Von *H. pomatia* wurde nur der primäre Ureter und die Nierenkammer auf KA untersucht. Die Nierenkammer enthält nie mehr als 30 KA-Einheiten pro Gramm Frischgewebe. Die KA-Aktivität des primären Ureters der Weinbergschnecke wurde während eines Zeitraums von 3 Jahren wiederholt gemessen. Die Zahl der Ferment-

[1] Bei der Präparation des Ureters wurde die an die Lungenhöhle angrenzende Wandung entnommen, der Rest der Ureterepithelien ist mit der Nierenkammer resp. dem Enddarm fest verwachsen und kann von seiner Unterlage nicht ohne anhaftendes Nachbargewebe getrennt werden.

einheiten pro Gramm Uretergewebe schwankt in weiten Grenzen. Wie die graphische Darstellung der Meßergebnisse (Abb. 6a u. b) zeigt, sind die Schwankungen der KA-Aktivität nicht völlig regellos, sondern zeigen Beziehungen zur Jahreszeit, ohne daß sich dabei eine feste Gesetzmäßigkeit ergibt. In allen 3 Beobachtungsjahren findet man einen — aller-

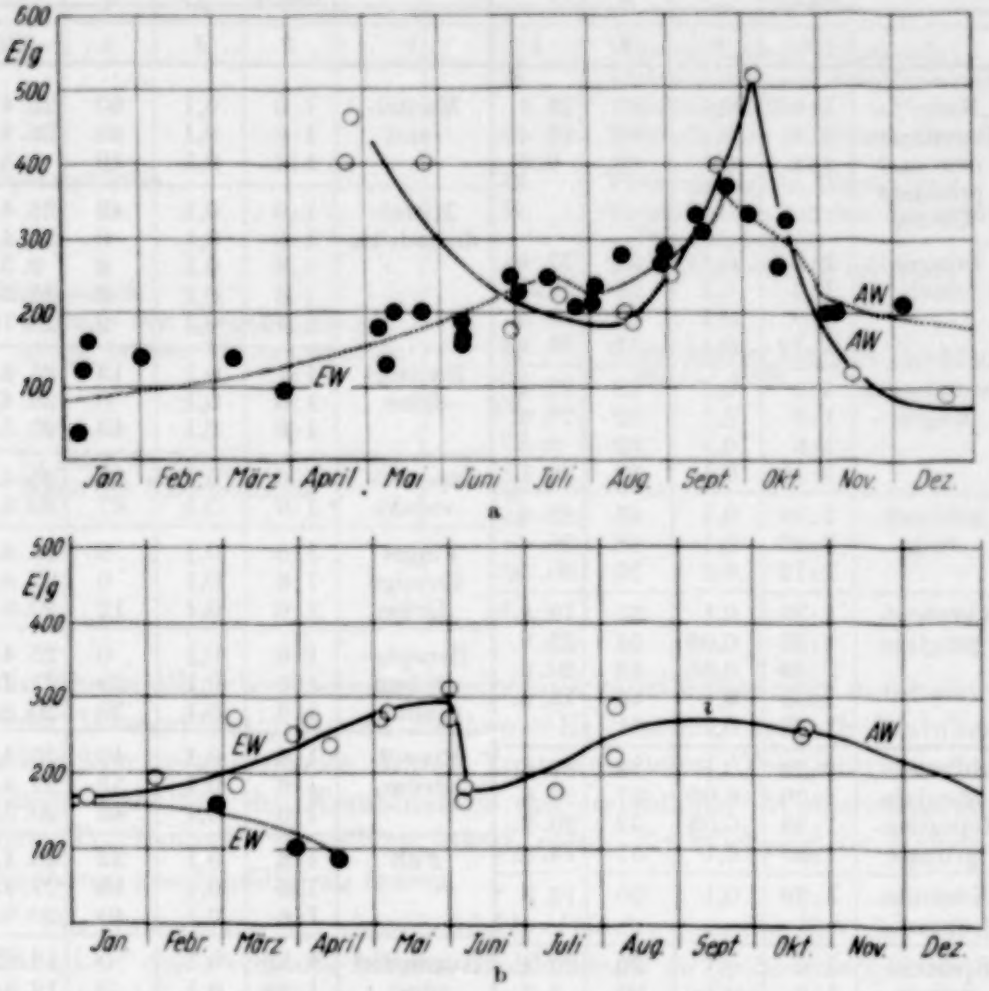

Abb. 6a u. b. Die Aktivität der Kohlensäureanhydratase in Einheiten pro Gramm Frischgewebe in Homogenisaten primärer Ureter von *H. pomatia*. Fehlerbreite ± 10 %. *AW* Anfang der Winterruhe (Verdeckelung); *EW* Ende der Winterruhe. a ○——○ 1957, ●·····● 1958; b ●——● 1959, ○·····○ 1960

dings verschieden hohen — Gipfel der KA-Aktivität im Herbst. Die Winterruhe führt zu einem Absinken der Fermentaktivität. Im Frühjahr 1957 fand sich ebenfalls ein Gipfel der KA-Aktivität der sich — weniger ausgeprägt — im Frühjahr 1959 wiederholte. Im Frühjahr 1958 hingegen lagen die KA-Werte für den primären Ureter kaum über dem Winterniveau und zeigten anschließend eine langsam steigende Tendenz zum Aktivitätsgipfel im September. Auch im Frühjahr 1960, bei Abschluß der Untersuchung, scheint ein Aktivitätsgipfel zu fehlen; der

Tabelle 15. *Messung der Aktivität der Kohlensäureanhydratase in Extrakten verschiedener Organe von H. pomatia nach der Methode von* BRINKMAN

Untersuchtes Organ	Verdünnung der Extrakte	Extraktzugabe ml	Normalzeiterniedrigung %	Datum
1	2	3	4	5
„Niere" = Nierenkammer und primärer Ureter	1:6	0,1	83	25. 4.
	1:6	0,1	81	26. 4.
	1:6	0,1	80	9. 5.
Lungendach	1:6	0,1	90	25. 4.
	1:6	0,1	89	26. 4.
	1:6	0,1	90	9. 5.
	1:19	0,1	71	28. 10.
Oesophagus Magen	1:6	0,1	83	25. 4.
	1:6	0,1	82	26. 4.
	1:6	0,1	82	9. 5.
	1:19	0,1	68	28. 10.
Schlundring	1:19	0,1	45	25. 4.
	1:19	0,1	48	26. 4.
	1:19	0,1	53	20. 5.
Cerebralganglien	1:39	0,1	55	19. 8.
	1:39	0,05	54	22. 8.
	1:39	0,05	53	20. 8.
	1:39	0,1	44	13. 8.
	1:39	0,1	51	—
Suboesophagiale Ganglien-gruppe	1:39	0,1	34	19. 8.
	1:39	0,05	37	22. 8.
	1:39	0,05	33	20. 8.
	1:39	0,1	57	13. 8.
Kommissuren	1:39	0,1	60	13. 8.
Speicheldrüsen	1:6	0,1	90	26. 4.
	1:6	0,1	80	9. 5.
	1:73	0,1	32	28. 10.
Penis mit Flagellum	1:6	0,1	82	26. 4.
	1:6	0,1	83	20. 5.
Mantelrand	1:6	0,1	60	25. 4.
	1:6	0,1	48	26. 4.
	1:6	0,1	49	9. 5.
Mitteldarmdrüse	1:6	0,1	49	25. 4.
	1:6	0,1	0	26. 4.
	1:6	0,1	6	9. 5.
	1:6	0,1	6	20. 5.
	1:19	0,1	9	28. 10.
Zwitterdrüse	1:19	0,1	13	25. 4.
	1:6	0,1	0	26. 4.
	1:6	0,1	43	20. 5.
Spermoviduk	1:9	0,1	65	26. 4.
	1:9	0,1	67	20. 5.
Fingerförmige Drüse	1:6	0,1	6	25. 4.
	1:6	0,1	0	27. 4.
	1:6	0,1	12	20. 5.
Receptaculum seminis	1:6	0,1	0	25. 4.
	1:6	0,1	23	27. 4.
	1:6	0,1	35	20. 5.
Eiweißdrüse	1:6	0,1	40	25. 4.
	1:6	0,1	53	27. 4.
	1:6	0,1	43	20. 5.
Fuß	1:6	0,1	32	25. 4.
	1:6	0,1	16	27. 4.
	1:6	0,1	40	20. 5.
Augenstiel ohne Endknopf	1:39	0,1	0	13. 8.
	1:39	0,1	0	12. 8.
Endknopf mit Auge	1:39	0,1	17	13. 8.
	1:39	0,1	29	12. 8.

KA-Gehalt des primären Ureters nimmt nach Beendigung der Winterruhe sogar ab. Die Messungen wurden mit den Homogenisaten von jeweils 7—12 primären Uretern durchgeführt; dadurch gleichen sich die individuellen Verschiedenheiten aus. Getrennte Messung der Aktivität der Ureterhomogenisate zweier Versuchstiergruppen am gleichen Tag oder im Abstand weniger Tage ergibt im allgemeinen gute Übereinstimmung der KA-Werte.

Über die Ursachen der jahreszeitlichen Schwankungen der KA-Aktivität läßt sich noch wenig sagen. Es liegt nahe, darin eine Anpassung an

Tabelle 16. *Messung der Kohlensäureanhydratase in Extrakten verschiedener Organe von H. pomatia mit der colorimetrischen Veronal-Puffer-Methode nach* ROUGHTON *und* BOOTH

Untersuchtes Organ	KA-Einheiten pro g Frischgewicht	Bemerkungen
Magen	21	Versuchstiere in Winterruhe
	36	Versuchstiere aus dem Terrarium, Januar 1959
	28	Versuchstiere in Winterruhe
Speicheldrüse	46	Versuchstiere in Winterruhe
	71	Versuchstiere aus dem Terrarium, Dezember 1958
	47	Versuchstiere in Winterruhe
Lungendach		
a) Dach der Lungenhöhle zwischen beiden Ureterschenkeln	104	Versuchstiere aus dem Terrarium, Herbst 1958
	92	
	104	
	102	
b) Dach der Lungenhöhle in der Nähe des Pneumostoms	42	
	84	
	72	
	66	
	47	

die jahreszeitlich wechselnden Temperaturverhältnisse oder unterschiedliche Wasserversorgung zu denken. Es wurden deshalb Weinbergschnecken gruppenweise unter kontrollierbaren Temperaturverhältnissen gehalten in Kombination mit reichlicher Wasserversorgung bzw. Trockenheit. Es gelang jedoch nicht, die Wirkung der einzelnen Faktoren gesetzmäßig zu fassen.

Die Anwendung des histochemischen Nachweises der KA, der auf der Fähigkeit des Ferments beruht, Kohlensäure zu Kohlendioxyd zu dehydratisieren (s. KURATA 1953; GOEBEL u. PUCHTLER 1954), bestätigten die Befunde über die Verteilung der KA in den verschiedenen Abschnitten der Exkretionsorgane. Querschnitte durch den primären Ureter zeigen intensive Reaktion in den Ureterepithelien.

In Tabelle 15 sind die Ergebnisse der KA-Messung (Brinkman-Methode) in Extrakten verschiedener Organe der Weinbergschnecke zusammengestellt. Die höchste Aktivität zeigen die Extrakte von Darm, Lungendach, Speicheldrüsen, Ganglien, Penis und „Niere". Zum Zeitpunkt der Durchführung dieser Messung wurde (wie es auch GOMEZ-LARRANETA u. PONZ taten) noch die Nierenkammer gemeinsam mit dem anhängenden primären Ureter präpariert und extrahiert. Der Ureter macht gewichtsmäßig nur etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_{20}$ des Organkomplexes aus, enthält aber praktisch die gesamte KA. Der „Nierenextrakt" entspricht

also einem etwa im Verhältnis 1:60 verdünnten Extrakt des primären Ureters. Dieser ist also das KA-reichste Organ von *H. pomatia*. Einige Wiederholungsmessungen mit der Veronolpuffer-Methode von ROUGHTON u. BOOTH bestätigen diesen Befund (s. Tabelle 16).

A. ventricosa wurde nicht systematisch auf den KA-Gehalt ihrer verschiedenen Organe untersucht. Eine Messung der Extrakte von Speicheldrüsen ergab eine KA-Aktivität von 50 E/g (Veronalpuffer-Methode), Extrakte des Lungendachs und des Enddarms ergaben Aktivitäten von 47 bzw. 31 E/g (der höchste Meßwert für den primären Ureter liegt bei 333 E/g). Die Hämolymphe der Achatschnecke enthält keine KA.

Durch die angeführten Meßwerte werden die Befunde von MAETZ (1946) sowie GOMEZ-LARRANETA und PONZ (1954) über das Vorkommen der KA im Lungendach von *H. aspersa* auch für *H. pomatia* bestätigt. Über das Vorkommen der KA im Mantel von *H. aspersa* und *H. pomatia* liegen Angaben von STOLKOWSKY (1951) und GOMEZ-LARRANETA und PONZ (1954) vor; die beiden letztgenannten Autoren fanden auch KA im Hepatopankreas von *H. aspersa*. Über den KA-Gehalt der übrigen untersuchten Organe der Weinbergschnecke finden sich keine Angaben in der Literatur. *A. ventricosa* wurde bisher noch nicht untersucht.

c) Die Funktionen der KA im Ureter. Durch Arbeiten von PITTS u. ALEXANDER (1945) und von COULSON und HERNANDEZ (1954, 1957) sind wir über die Funktion der KA bei der Rückresorption von Ionen aus dem Primärharn in den Tubuli der Wirbeltiere unterrichtet. Sie besteht im Prinzip darin, daß durch die beschleunigte Hydratisierung des im Stoffwechsel anfallenden Kohlendioxyds in den Tubulusepithelien Kohlensäure gebildet wird, die ihrerseits in Wasserstoff- und Bikarbonationen dissoziiert, die dann zum Austausch gegen Kationen bzw. Anionen aus dem Primärharn verwendet werden können. Mit dem Ionentausch ist eine p_H-Änderung des Tubulusharns verbunden, bei Austausch von H^+ gegen Na^+ (bei verschiedenen Säugetieren nachgewiesen) erfolgt eine Ansäuerung, bei Austausch von HCO_3^- gegen Cl^- (für den Alligator nachgewiesen) wird der Tubulusharn alkalischer.

Da gezeigt werden konnte, daß im Ureter der beiden untersuchten Species der p_H-Wert des Harns geändert wird, darf man vermuten, daß die KA des Ureterepithels am Zustandekommen dieses Phänomens mitwirkt.

Möglicherweise greift die KA auch in die Eliminierung des Kohlendioxyds aus dem Ureterepithel in die Hämolymphe ein. Das Kohlendioxyd wird in der HL überwiegend in seiner hydratisierten Form als Bikarbonat transportiert (DUVAL 1930; WOLVEKAMP u. KRYT 1939). Die HL der Weinbergschnecke und der Achatschnecke ist frei von KA (FLORKIN 1935; und eigene Untersuchungen). Die Umwandlung des

Kohlendioxyds kann also in der HL nur mit der Normalgeschwindigkeit der Hydratisierungsreaktion ablaufen. Durch katalytische Beschleunigung der Hydratisierung des Kohlendioxyds im stoffwechselintensiven Ureterepithel dürfte sein Abtransport durch die HL schneller vonstatten gehen.

Der größere KA-Gehalt des primären Ureters gegenüber dem sekundären Ureter läßt den Schluß zu, daß die Umwandlung des Primärharns in den Sekundärharn im primären Ureter intensiver vor sich geht als im anschließenden sekundären Ureter.

III. Diskussion der Versuchsergebnisse

Die im Rahmen dieser Arbeit entwickelten Vorstellungen von den Vorgängen in den Exkretionsorganen von *Helix pomatia* und *Archachatina ventricosa* sind in Abb. 7 noch einmal zusammenfassend und schematisch dargestellt.

Hinsichtlich der Produktion eines wäßrigen Harns verhalten sich *H. pomatia* und *A. ventricosa* wie viele daraufhin untersuchte dulcicole Organismen: *Anodonta cygnea* (Lamellibranchiata; Picken 1937, Florkin 1938, Florkin und Briot 1942); *Lymnaea peregra* (Basommatophora; Picken 1937); *Potamobius* (Crustacea, Scholles 1933, Peters 1935) und zahlreiche Teleosteer des Süßwassers (Smith 1936, Krogh 1937). Allen diesen Süßwasserbewohnern ist trotz höchst verschiedener morphologischer Organisation die Ausscheidung eines gegenüber dem Blut hypotonischen Harns gemeinsam, die in 2 Phasen erfolgt. In der ersten Phase wird in einem dafür spezialisierten Abschnitt der Exkretionsorgane[1] ein blutisotonischer Primärharn abgefiltert, während in der zweiten Phase durch aktive Rückresorption der Salze die Hypotonie des Harns in einem distal vom Ort der Primärharnbildung gelegenen Organabschnitt[2] hergestellt wird. Die Bildung des hypotonischen Harns steht in Zusammenhang mit der Tatsache, daß die genannten dulcicolen Organismen Körperflüssigkeiten besitzen, die eine höhere Salzkonzentration aufweisen als das umgebende Medium. Dieser Zustand führt je nach der Durchlässigkeit der Epidermis zu einem mehr oder minder großen osmotischen Wassereinstrom in den Organismus, dem durch Harnbildung entgegengewirkt wird. Der Salzverlust, der dem Organismus durch die Harnabgabe entsteht, wird durch die Einschaltung der Rückresorption niedrig gehalten.

[1] Bei *Anodonta* und *Lymnaea* im Pericard, bei *Potamobius* im Coelomsäckchen der Antennendrüse, bei den Teleosteern in den Glomeruli der Niere.

[2] Bei *Lymnaea* in der Nierenkammer, bei *Anodonta* im Nephridialkanal, bei *Potamobius* im sog. Labyrinth der Antennendrüse, bei den Teleosteern in den Tubuli contorti der Niere.

Die Analogie in der Art der Harnbildung zwischen den beiden untersuchten stylommatophoren Schnecken und den erwähnten Süßwasserbewohnern erscheint zunächst merkwürdig, da die Weinbergschnecke

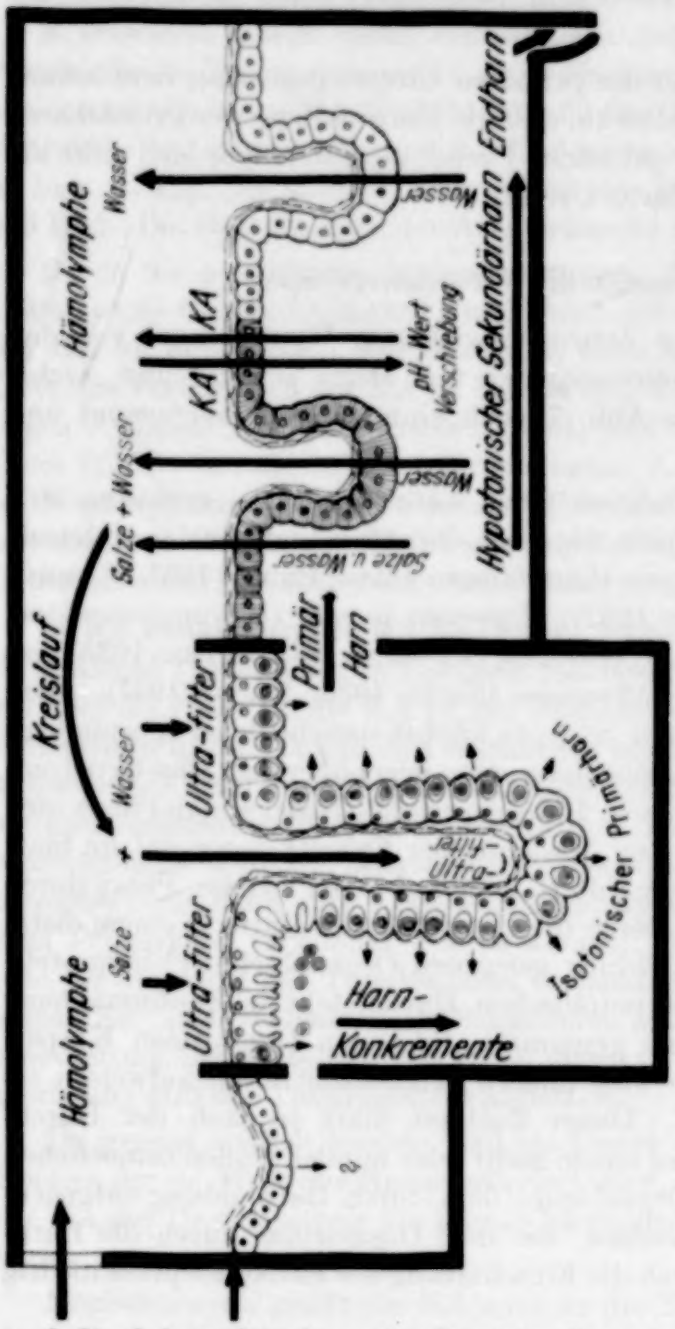

Abb. 7. Schematische Übersicht über die Funktion der Exkretionsorgane von *Helix pomatia* und *Archachatina ventricosa* GOULD. Der Pfeil am oberen Bildrand links symbolisiert den Wasserreinstrom in die HL durch Trinken, Fressen und osmotische Wasseraufnahme durch die Epidermis. Die vier Abschnitte des Organkomplexes, Perikard, Nierenkammer, primärer und sekundärer Ureter sind (von links nach rechts) angedeutet durch die Wiedergabe eines Ausschnitts ihrer Epithelien als HL-Harn-Grenze (Pfeil, linker Bildrand, Mitte). — Perikard: Beteiligung an der Ausscheidung flüssigen Harns klein oder 0. — Nierenkammer: 1. Phase der Ausscheidung flüssigen Harns, Primärharnfiltration; 1. Phase der periodischen Ausscheidung festen Harns, Bildung und Ausstoßung der Harnkonkremente durch die Nephrocyten. — Primärer Ureter (gestreiftes Epithel) und sekundärer Ureter (Epithel nicht gestreift): 2. Phase der Ausscheidung flüssigen Harns, Salzrückresorption, Verminderung des Harnvolumens, Veränderung des pH-Werts (unter mutmaßlicher Beteiligung des Ferments KA); bei Verschluß der Endklappe Einschränkung der Primärharnproduktion durch Rückstau; fakultative Abgabe flüssigen Harns; 2. Phase der Ausscheidung festen Harns, durch Rückresorption des flüssigen Harns werden die aus der Nierenkammer eingeschwemmten Harnkonkremente zu einem wasserarmen Brei aufgestaut, Abgabe des Konkrementbreis

und die Achatschnecke weitgehend an das terrestrische Leben angepaßt sind. Sie wird aber bei näherer Betrachtung der Lebensweise von *H. pomatia* und *A. ventricosa* verständlich. Wie alle Landschnecken werden diese nur nach Regenfall oder Taufall aktiv; sie leben dann in einem Milieu, das tatsächlich ähnliche Regulationen des Wasser- und

Mineralhaushaltes notwendig macht, wie bei den Süßwassertieren. Durch das Umherkriechen in der nassen Bodenvegetation wird die Epidermis der Schnecken ständig mit Wasser sehr geringen Salzgehalts benetzt. Damit sind die Voraussetzungen zur osmotischen Wasseraufnahme durch die Epidermis gegeben. Pusswald (1948) konnte sie für Nacktschnecken beweisen; es besteht kein Grund zu der Annahme, daß sie bei gehäusetragenden Schnecken nicht erfolgt. Im Gegensatz zum Trinken kann die osmotische Wasseraufnahme nicht willkürlich eingeschränkt werden. Auch mit der Nahrung wird zusätzlich viel Wasser aufgenommen. Durch Zusammenwirken von Trinken, osmotischen Wassereinstrom und Nahrungsaufnahme entsteht ein Wasserüberschuß im Organismus, dessen Entfernung die gleichen Probleme stellt, vor denen auch die Süßwasserbewohner stehen und die auch in ähnlicher Weise wie bei diesen gelöst worden sind.

Für die Weinbergschnecke und die Achatschnecke ist das Überangebot von Wasser kein Dauerzustand. Der Mechanismus zur Ausscheidung flüssigen Harns muß den Gegebenheiten zeitweiligen Wassermangels gerecht werden können. Dies geschieht durch die totale Rückresorption des Primärharns im Ureter. Nach dem bisher vorliegenden, verhältnismäßig kleinen Zahlenmaterial liegt die Rückresorptionskapazität des Ureters beider Species in der Größenordnung der unter den Bedingungen des Wassermangels produzierten Primärharnmengen. Für die Verringerung der Primärharnproduktion bei Wasserknappheit wird der Rückgang des Hämolymphdrucks verantwortlich gemacht. Es fragt sich, ob die Regulation des Wasserverlusts durch Abgabe flüssigen Harns mit dieser einfachen Bilanz ausreichend beschrieben ist. Es wäre denkbar, daß in Zeiten mangelhafter Wasserversorgung die Rückresorptionskapazität des Ureters vergrößert oder die Durchlässigkeit des Primärharnfilters verkleinert wird, möglicherweise durch Einwirkung hormoneller Stoffe. Hier bietet sich noch ein großes Arbeitsfeld.

Ganz allgemein besteht die Hauptaufgabe der Exkretionsorgane neben der Teilnahme an der Regulation des Wasser- und Mineralhaushalts in der Eliminierung der stickstoffhaltigen Stoffwechselabbauprodukte. Die Ausscheidung flüssigen Harns steht bei *H. pomatia* und *A. ventricosa* überwiegend im Dienste der beiden erstgenannten Aufgaben. Für die Ausscheidung der N-haltigen Endprodukte ist ein spezieller Mechanismus entwickelt worden, die Bildung der Harnkonkremente, die weitgehend unabhängig von der Ausscheidung des flüssigen Harns erfolgt und die Speicherung der anfallenden Exkrete erlaubt. Die Ausscheidung von Harnsäure in fester Form ist bekanntlich neben den Pulmonaten für die Insekten und die Mehrzahl der Sauropsiden charakteristisch. Sowohl die Insekten als auch die Sauropsiden sind durch einen extrem sparsamen Wasserhaushalt ausgezeichnet.

Wir finden also bei *H. pomatia* und *A. ventricosa* nebeneinander 2 Modi der Harnbildung: einen, der der Entfernung von Wasserüberschüssen dient, und einen weiteren, der extremer Wasserknappheit angepaßt ist.

Die beiden Harnbildungsmodi sind insowiet miteinander verknüpft, als der flüssige Harn die Transportflüssigkeit für die Ausscheidung der Harnkonkremente bildet. Diese werden in das mit Primärharn gefüllte Nierenkammerlumen entleert. Mit dem Primärharn werden sie in den Ureter geschwemmt, wo sie sich infolge der Resorption der flüssigen Phase zu einer Säule aufstauen, die mit sehr geringem Wassergehalt nach außen abgegeben werden kann.

Da der flüssige Harn in vielen Fällen Ammoniumchlorid enthält, sich also an der Eliminierung der stickstoffhaltigen Endprodukte beteiligen kann, dürfte die regelmäßige Ausscheidung größerer Mengen flüssigen Harns zur Verlangsamung der Bildung der Harnkonkremente führen. Gestützt wird diese Annahme durch Befunde von NEEDHAM (1935), der darauf hinwies, daß die Nieren der Pulmonatenspecies, die trockene Biotope bewohnen, mehr Harnsäure enthalten als die Nieren der Bewohner feuchter Biotope.

Die Befunde über die Bildung und Ausscheidung flüssigen Harns dürfte sich bei vielen Species der Stylommatophoren bestätigen lassen, soweit sie im Bau der Exkretionsorgane mit *H. pomatia* und *A. ventricosa* übereinstimmen.

Zusammenfassung

1. Mit Hilfe feiner Kanülen wurden die Exkretionsprodukte der verschiedenen Abschnitte der Exkretionsorgane abgeleitet. Neben der seit langem bekannten Ausscheidung „festen Harns" wird von den untersuchten Species auch wäßrig flüssiger Harn ausgeschieden. Der Harn (Primärharn) wird in der Nierenkammer gebildet und kann an der inneren Nierenöffnung in relativ großen Mengen abgeleitet werden. Bei *H. pomatia* wird maximal ein Minutenvolumen von 8 mm^3, bei *A. ventricosa* 2 mm^3 pro Gramm Lebendgewicht erreicht. Bei der Weinbergschnecke geht die Primärharnproduktion auch während der Trockenruhe in verringertem Maßstab weiter; in der Winterruhe wird sie sehr stark eingeschränkt.

2. Der Primärharn beider Species ist mit der Hämolymphe isotonisch oder leicht hypotonisch bis zu einer Differenz von 18% des Δ-Werts der Hämolymphe. Der p_H-Wert des Primärharns zeigt nur geringfügige Abweichungen vom p_H-Wert der Hämolymphe. Der Primärharn ist eiweißfrei. Die Eigenschaften des Primärharns erlauben die Annahme, daß die Harnbildung durch Ultrafiltration der Hämolymphe durch die Nephrocytenepithelien der Nierenkammer zustande kommt.

3. Das Perikard ist im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Lymnaea* (Basommatophora) an der Harnbildung nicht oder nur in geringem Umfang beteiligt. Auch im Ureter findet, entgegen den Vermutungen älterer Autoren, keine Ausscheidung wäßriger Exkrete statt.

4. Der Ureter erweist sich als ein Regulationsorgan, das in den Wasser- und Mineralhaushalt eingreift. Durch Rückresorption von Salzen wird der Harn im Ureter ausgeprägt hypotonisch gegenüber der Hämolymphe. Die Δ-Werte des Harns aus dem distalen sekundären Ureter sind gegenüber den Δ-Werten der Hämolymphe bis zu 79% verringert. Mit Hilfe einer Versuchsanordnung, die die Durchspülung des Ureters mit Ringerlösungen gestattet, wurde festgestellt, daß im Ureter Wasser resorbiert wird. Der p_H-Wert der Ringerlösung steigt durch den Kontakt mit den Ureterepithelien an.

5. Sowohl *H. pomatia* als auch *A. ventricosa* geben nur bei ausreichender Wasserversorgung flüssigen Harn nach außen ab. Bei Wassermangel wird der in der Nierenkammer ausgeschiedene Primärharn im Ureter vollständig resorbiert.

6. Mit Hilfe der colorimetrischen Meßmethoden von Roughton u. Booth und Brinkmann wurde die Aktivität der Kohlensäureanhydratase (KA) in den Extrakten der Exkretionsorgane von *H. pomatia* und *A. ventricosa* gemessen. Der primäre Ureter ist das KA-reichste Organ der Schnecke. Pericard und Nierenkammer zeigen nur minimale KA-Aktivität. Der sekundäre Ureter erreicht die Hälfte bis ein Drittel der Aktivität des primären Ureters. Die Aktivität des primären Ureters schwankt in weiten Grenzen, nicht völlig regellos, sondern in Beziehung zu den Jahreszeiten. Die Funktion der KA im Ureter wird diskutiert.

7. Abschließend werden (Abb. 7) die Exkretions- bzw. Resorptions-Vorgänge in Pericard, Nierenkammer und Ureter in einer schematischen Übersicht zusammengestellt. Die Ergebnisse der Arbeit werden in vergleichend-physiologischer Sicht interpretiert.

Literatur

Behme, Th.: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. Naturgesch. **55**, 1 (1889).

Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. III, II. Abt. 2. Buch: Pulmonaten, bearb. von H. Simroth u. H. Hoffmann. 95—151. Liefg. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft 1928.

Buddenbrock, W. v.: Vergleichende Physiologie, Bd. III. Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1956.

Coulson, R. A., and T. Hernandez: The role of carbonic anhydrase in anionexcretion in the alligator. Amer. J. Physiol. **188**, 121 (1957).

Cuenot, L. M.: Sur le fonctionnement du rein des *Helix*. C. R. Acad. Sci. (Paris) **119**, 539 (1894).

Duval, M.: Concentration moléculaire du sang de l'escargot. Ann. Physiol. Physicochim. biol. **6**, 346 (1930).

FLORKIN, M.: Sur l'activité anhidrasique du milieu intérier des invertébrés. Arch. int. Physiol. **40**, 283 (1935).
— Contribution a l'étude de l'osmoregulation chez les invertébrés d'eau douce. Arch. int. Physiol. **47**, 113 (1938).
—, et E. BRIOT: Preuve de la pénétration continue de l'eau extérieure chez un invertébré dulcicole *(Anodonta cygnea)*. Bull. Soc. roy. Sci. Liège **11**, 136 (1942).
FREITAG, C.: Die Niere von *Helix pomatia*. Z. wiss. Zool. **115**, 586 (1916).
GEBHARDT-DUNKEL, E.: Die Trockenresistenz der Gehäuseschnecken. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **64**, 235 (1953).
GIROD, P.: Observations physiologiques sur le rein de l'escargot. C. R. Acad. Sci. (Paris) **118**, 294 (1894).
GOEBEL, A., u. H. PUCHTLER: Zur Darstellung der Carboanhydrase im histologischen Schnitt. Naturwissenschaften **41**, 531 (1954).
GOMEZ-LARRANETA, M., y F. PONZ: Fosfatasa alcalina y anhidrasa carbonica en algunos gasterópodos. Rev. esp. Fisiol. **10**, 225 (1954).
GOOR, H. VAN: Carbonic anhydrase, its properties, distribution and significance for carbonic dioxide transport. Enzymologia **12**, 73 (1946/48).
HEDLEY, CH.: Aneitea and its allies. Proc. roy. Soc. Queensland **5**, 162 (1888/89).
HERNANDEZ, T., and R. A. COULSON: The effect of carbonic anhydrase inhibition on the composition of urine and plasma of the alligator. Science **119**, 291 (1954).
HODLER, J.: Über die Wirkung der Kohlensäureanhydrasehemmung und die respiratorische Kohlensäureausscheidung der Knochenfische. Schweiz. med. Wschr. **86**, 396 (1956).
HOFFMANN, H.: In BRONNs Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. III, II. Abt., 2. Buch, Pulmonata, 95—151. Liefg. Leipzig: Akademische Verlagsanstalt 1928.
HOWES, N. H., and G. P. WELLS: The water relations of snails and slugs. J. exp. Biol. **11**, 327, 344 (1934).
KELLER, H.: Über den thermostabilen Co-Faktor der Carboanhydrase. Hoppe-Seylers Z. physiol. Chem. **299**, 104 (1955).
KIRK, J. E., and P. F. HANSEN: The presence of carbonic anhydrase in the media of the human aorta. J. Geront. **8**, 150 (1953).
KRAHELSKA, M.: Über den Einfluß der Winterruhe auf den histologischen Bau der Landpulmonaten. Jena. Z. Naturwiss. **46**, 363 (1910).
KROGH, A.: Osmotic regulations in freshwaterfishes by absorption of chloride ions. Z. vergl. Physiol. **24**, 556 (1937).
KÜNKEL, K.: Zur Wasseraufnahme bei Landschnecken. Zool. Anz. **22**, 388, 41 (1899).
KURATA, Y.: Hisochemical proof of carbonic anhydrase. Stain Technol. **28**, 231 (1953).
LAMBERTENGHI, A.: Contributione allo studio delle cellule renali del *Helix pomatia* L. e del Limax variegatus Drap. Atti Soc. ital. Sci. nat. Mus. civ. Milano **47**, 23 (1908).
LEINER, M., u. G. LEINER: Die Meßmethoden zur Untersuchung der katalytischen Aktivität der Kohlensäureanhydratase. Biochem. Z. **311**, 119 (1942).
MAETZ, J.: Activité anhydrasique de quelques tissues d'invertébrés. Bull. Inst. océanograph. **22**, 12 (1946).
MARTIN, A. W., F. M. HARRISON, M. J. HUSTON and D. M. STEWARD: The blood volume of some representatives molluscs. J. exp. Biol. **35**, 260 (1958).
NEEDHAM, J.: Correlation between urotelic metabolism and habitat in the phylum Mollusca. Biochem. J. **29**, 238 (1935).
NÜSSLIN, O.: 1879, zit. nach BRONN.

Peters, H.: Über den Einfluß des Salzgehalts des Außenmediums auf den Bau und die Funktion der Exkretionsorgane dekapoder Krebse. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **30**, 355 (1935).

Pfeiffer, W.: Die Gattung *Triboniophorus*. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **13**, 293 (1900).

Picken, L. E. R.: The excretory mechanism in certain mollusca. J. exp. Biol. **14**, 20 (1937).

Pitts, R. F., and R. S. Alexander: The nature of the renal tubular mechanism for acidifying the urine. Amer. J. Physiol. **144**, 239 (1945).

Plate, L.: Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **4**, 505 (1891).

Pusswald, A. W.: Beiträge zum Wasserhaushalt der Pulmonaten. Z. vergl. Physiol. **31**, 227 (1948).

Rolle, G.: Die Renopericardialverbindung bei einheimischen Nacktschnecken und anderen Pulmonaten. Jena. Z. Naturwiss. **43**, 372 (1907).

Roughton, F. J. W., and V. H. Booth: The effect of substrate concentration and other factors upon the activity of carbonic anhydrase. Biochem. J. **40**, 319 (1946).

Scholles, W.: Über die Mineralregulation wasserlebender Everetbraten. Z. vergl. Physiol. **19**, 522 (1935).

Simroth, H.: Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Z. wiss. Zool. **42**, 203 (1885).

— In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. III, II. Abt., 2. Buch, Pulmonaten. Leipzig: Akademische Verlagsanstalt 1928.

Smith, H. W.: The absorption and excretion of water and salt by marine teleosts. Amer. — J. Physiol. **93**, 480 (1930).

Stiasny, G.: Die Niere der Weinbergschnecke. Zool. Anz. **26**, 334 (1903).

Stolkowsky, J.: Zur Entstehungsgeschichte der mineralogischen Formen des Kalkgehäuses bei Kalkmuscheln. Ann. Inst. océanograph. **26**, 1 (1951).

Täubner, H.: Beiträge zur Morphologie der Stylommatophoren. Annuaire, Mus. zool. Acad. impér. St. Pétersbourg **5**, 373 (1900).

Trethewie, E. R., and A. J. Day: Aust. J. exp. Biol. med. Sci. **27**, 429 (1949).

Wolvekamp, H. P., u. W. Kryt: Haemocyanine en Koolzuurbinding door bloed. Natuurwetensch. T. **21**, 374 (1939).

Dr. G. Vorwohl,
Celle, Niedersächsisches Landesinstitut für Bienenforschung,
Wehlstr. 4a

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 50—55 (1961)

From the Department of Zoology, University College for Girls,
Ain-Shams University, Heliopolis, Cairo, U.A.R.

LIPIDES AND WATER CONTENT OF THE TISSUES OF *CLARIUS LAZERA*

By

MOREAD YANNI

With 1 Figure in the Text

(Received June 16, 1961)

Introduction

The literature on the occurrence of fat in fishes begins with the work of ATWATER (1888). He observed some seasonal variations in the fat content in three species. Such variation was later also reported by MURRAY and HIJORT (1912) on sprat, and by JOHNSTONE (1917) on herring. The last author stated that the maturation of the gonads was accompanied by an increase in fat in the muscles. He also added that the fat content started to decrease just before spawning. Between the time of spawning and the beginning of maturation of the gonads, the fat content of the muscles was lowest.

LOVERN (1937) found that at the end of the winter fast, the herring has almost depleted its fat stores, and about the end of May it commences to feed voraciously on small plankton crustaceans, which are quiet rich in fat. The fat content of the herring rises rapidly from 3 percent or less to over 20 percent. In June the rate of feeding is markedly reduced, and the fat content of the herring gradually falls, slowly during the summer and more rapidly at the onset of spawning in autumn. Also he pointed out that during the month of rapid fat storage, the fat is not yet incorporated in the depots (as happens later in summer), but is largely held quiet loosely below the skin.

ABDEL RAHMAN and EL SADR (1947) found an inverse linear relation between water and fat contents of the edible portions of some Nile fishes. The same has been found by various authors for other species of fishes (cf. BROWN 1957).

The above survey of the literature shows that no detailed analysis has been accomplished on the fat and water content of the different tissues in the course of a whole year. Therefore the present work was undertaken on *Clarius lazera*.

Material and technique

The experimental animal used was *Clarius lazera*, a common Nile fish. Animals used for the experiments were caught from different localities near Cairo. They were kept in well aerated aquaria in which the water was continually renewed.

For taking samples for chemical analysis, the fish was removed from the aquarium with the minimum of disturbance. The endpart of the tail was cut off after drying it with filter paper, and the exuding blood was collected into a tared and stoppered weighing bottle. Further the animal was opened and representative samples from the liver, skeletal muscles, skin, gonads, spleen, heart, respiratory organs, kidney and brain were taken into separate tared weighing bottles.

The determination of water in the various tissues was done by the dehydration technique at $103 \pm 1°C$. Extraction of lipides from the dried tissues was carried out by several washings with ethyl ether and petroleum ether (40—60° C). The water content of tissues is expressed as percent of the fat-free basis (cf. HELLER and SMIRK 1932, HAROLD 1933, HASTINGS and EICHELBERGER 1937, EICHELBERGER and WALTER 1940, ADOLPH 1943, BENJAMIN 1946 and HELLER 1949). The fat content is given as percent of fresh weight.

Determinations of water and fat were made each month in the course of a whole year, each time seperately on each of five specimens.

Results and Discussions

The average values of monthly determinations of fat and water content of the different tissues of *Clarius lazera* are shown in Table 1. From these data it appears that the water content does not vary greatly from one tissue to the other, and moreover remains constant for each tissue in the course of the year. There is therefore no seasonal fluctuations in the water content as have been claimed by several authors (BROWN 1957). The fat content on the other hand varies greatly among the different tissues, and for each tissues varies considerably at different times of the year (Table 1). Moreover it was noticed that the fat content varies considerably from one individual to the other under identical conditions. Contrary to what was found for water content.

When comparing the data obtained on *Clarius lazera* (Table 2) with the corresponding data on *Varanus griseus* (KHALIL and ABDEL MESSEIH 1959) and on mammals (WILLIAMS 1946), it is clear that the average water content of the seperate tissues of the fresh water fish *(Clarius)* was found to be higher than the water content of the corresponding tissues of desert animals *(Varanus)* and still higher than the water content of the tissues of mammals. Moreover the different tissues of fishes show lower average values for fat than the corresponding tissues of reptiles, which have still lower fat content than those of mammals.

The lipid content of the blood of *Clarius* (Table 1) was found to be very low (average 0.15 gm percent), contrary to the data given for fat in blood of other fishes (JOHN, ELVEHJEM and JUDAY 1943). JOHN, ELVEHJEM and JUDAY recorded that the blood of carp contained 1.233 gm percent of total lipides approximately twice the amount of total lipides present in human blood. Earlier, OKAMURA (1935) had recorded an average value of 0.45 gm percent of total lipides in blood of normal and spawning salmon *(Oncorhynchus)*.

Table 1. *Monthly averages of water and fat*
Fat as gm/100 gm fresh weight, water as gm/100 gm fat free fresh weight.

Month	Blood		Skin		Liver		Skeletal muscle		Spleen		Stomach	
	W	F	W	F	W	F	W	F	W	F	W	F
Jan.	85.4	0.11	73.3	1.30	73.1	1.98	78.6	1.21	77.8	0.88	79.4	0.96
Feb.	86.3	0.14	74.0	0.44	73.8	2.01	79.1	1,79	77.4	1.54	79.7	0.83
Mar.	87.2	0.16	73.0	1.77	72.5	2.52	79.4	0.97	77.3	0.13	78.7	0.86
Apr.	86.2	0.15	72.9	1.09	73.9	2.29	80.4	1.39	77.2	1.61	80.4	0.77
May	86.2	0.15	73.3	2.92	73.3	2.22	79.4	3.02	77.8	2.88	79.8	0.83
June	86.0	0.20	74.0	0.42	73.1	2.04	78.0	0.85	77.8	0.09	79.4	0.90
July	86.4	0.20	74.9	0.05	73.7	1.82	78.6	1.53	77.2	0.08	80.0	1.04
Aug.	86.0	0.10	72.6	0.99	72.4	1.97	78.5	0.90	77.2	0.35	79.4	0.99
Sep.	86.2	0.13	74.1	0.56	72.1	2.31	79.9	1.08	78.1	0.48	79.0	1.00
Oct.	85.7	0.12	73.7	0.72	73.4	1.60	80.9	1.18	76.6	0.25	80.1	0.83
Nov.	85.6	0.14	75.6	1.45	72.4	2.36	78.8	1.39	77.5	1.42	79.9	0.93
Dec.	86.0	0.15	74.2	1.13	73.7	2.52	79.1	1.54	77.3	1.10	80.1	0.79

Whereas the values of water content of the different tissues are constant during the course of the year, the fat content of the tissues shows obvious seasonal variations. The data on fat content of the different organs at different times of the year are plotted in Fig. 1. From these data it can be seen that in January, the fat content of the different tissues decreases as compared to the previous month. LOVERN (1937) claimed that this decrease in fat is due to the winter fast resulting in ultimate depletion of fat stores in the herring. In *Clarius* this decrease in body fat continued nearly to April in most of the tissues, with the exception of liver, testes and skin in which a slight increase was observed in March. During the month of May the fish begins to feed actively and it can be seen from Fig. 1 that the fat content of the ovary, skeletal muscles, spleen, skin and liver increased rapidly to a maximum value. Also in May the weights of the testes and ovary had increased considerably making the total fat content of these tissues very high.

It is clear that the fat in the testes after the rise in March decreased gradually till the end of the sexual cycle in September, which may indicate that the fat formed in the testes is continually consumed in the enhanced process of spermatogenesis. It is interesting to note that during spermatogenesis there was no further deposition of liver glycogen or regeneration of body fat, as indicated by the decrease in the fat content of all the tissues studied. The heart tissue however is exceptional as it showed a maximum value of fat content in July. LOVERN (1937) claimed that the decreased value of fat in the tissues of the herring during June and July is due to the reduction in the rate of feeding, together with the onset of spawning. Similarly the values for fat in the ovarian tissue show a decrease during June and July. Also a sharp

contents of different tissues of Clarius lazera.

Ovary		Testes		Kidney		Heart		Respiratory organ		Brain	
W	F	W	F	W	F	W	F	W	F	W	F
85.4	0.66	85.0	1.69	80.0	0.92	82.9	1.30	83.5	1.11	73.2	9.33
84.9	1.93	86,3	1.92	79.7	1.08	82.9	0.41	83.0	1.14	72.8	10.19
80.2	1.35	84.5	2.20	80.4	0.91	83.9	0.05	83.1	1.29	72.3	9.82
70.0	1.33	84.5	1.87	80.0	0.89	83.1	0.05	83.2	1.32	72.1	9.55
68.2	1.95	86.1	1.54	80.2	0.98	82.9	0.61	83.0	1.09	71.7	8.90
66.8	1.00	84.1	1.45	79.2	1.17	82.1	1.86	82.8	0.91	72.1	10.46
67.7	0.79	84.2	1.39	79.2	1.18	83.3	3.04	84.9	0.99	72.9	9.52
66.1	2.04	83.7	1.08	79.1	0.93	83.4	0.92	83.2	1.26	72.1	10.25
65.1	1.27	85.6	1.05	78.4	1.13	83.5	0.53	84.3	0.83	73.4	10.37
82.9	0.57	84.3	2.17	78.6	1.13	83.1	0.11	84.0	0.93	72.9	9.11
83.6	0.85	85.3	1.07	69.0	1.11	82.8	0.50	84.8	1.08	72.3	10.59
84.2	2.15	83.9	3.43	78.4	1.28	83.9	1.56	83.0	1.70	73.5	9.38

Table 2. *Comparison of the water and fat percentages in the tissues of Clarius lazera, Varanus griseus and mammals*

Kind of tissue examined	Average percentage of water in			Kind of tissue examined	Average percentage of fat in		
	Clarius	*Varanus*	Mammals		*Clarius*	*Varanus*	Mammals
Blood . . .	86.0	85.7	78.0[1]	Brain . . .	9.70	7.30	12.0
Testes . . .	84.5	82.0	86.0	Liver . . .	2.10	2.50	3—20
Heart . . .	83.1	81.6	75.0	Testes . . .	1.72	2.60	4.5
Respiratory organs or lungs . .	83.3	81.0	80.0	Skeletal muscles .	1.24	0.60	8.6
Stomach .	79.6	78.6	—	Ovary . . .	1.20	0.29	—
Kidney . .	79.2	81.1	78.0	Skin	1.16	0.90	7.0
Skeletal muscles .	78.8	78.7	72—77	Kidney . .	1.01	1.30	3.0
Spleen . . .	77.3	—	—	Stomach . .	0.94	0.57	—
Ovary . . .	75.5	87.9	—	Heart . . .	0.84	3.60	8.0
Skin. . . .	73.9	61.8	66.0	Respiratory organs or . lungs. . .	0.83	1.30	1.7
Liver . . .	73.4	75.4	60—80	Spleen . . .	0.66	—	—
Brain . . .	72.8	87.3	78.0	Blood . . .	0.15	—	—

[1] As quoted from EVANS 1956.

decrease in the weight of the ovary occurs at this period which indicates the time of shedding of eggs.

In the autumn tissue repair begins in *Clarius* after the heavy demands of the breeding season, accompanied with an increase in fat in liver, skin, skeletal muscles and spleen. It may be stressed that although the regeneration of the fat in the ovarian tissue occurs in August, yet this process is retarded in the tissues of the testes till September.

In November and December an obvious increase in fat content of most organs was observed, which was accompanied by an increase in

glycogen content in December (YANNI 1960), indicating a general deposition of nutritive materials in the tissues of the fish.

It can be seen from table I that the highest content of fat is found in the brain, followed by the liver, testes, skeletal muscles, ovary and

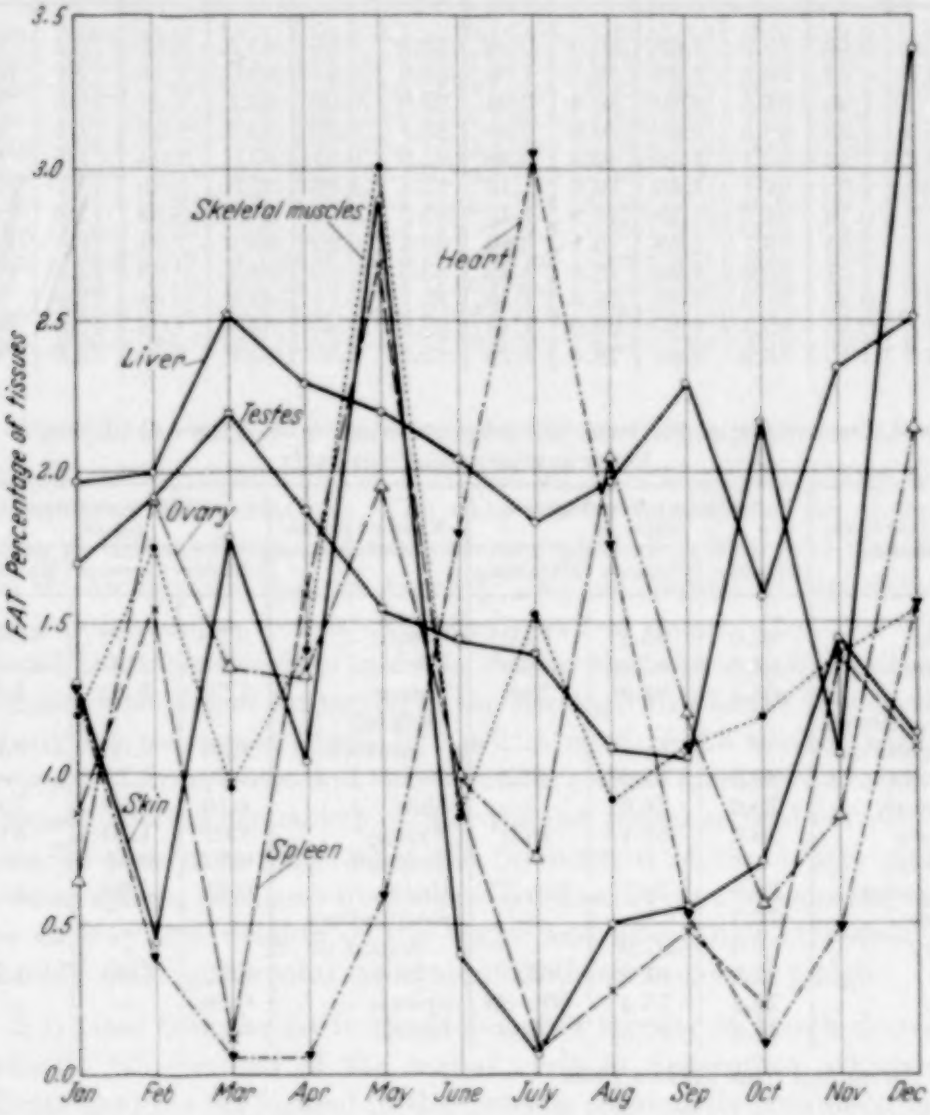

Fig. 1. Seasonal changes in the fat content of tissues of *Clarius lazera*. Gm/100 gm fresh weight

skin, the other organs having much lower fat content. No clear relation was found between fat content and water content of the different tissues of *Clarius*.

Summary

1. The fat and water content of the different tissues of *Clarius lazera* were determined each month during the course of a whole year.

2. The water content of the tissues of the fresh water animals was found to be higher than the water content of desert animals, which is still higher than the water content of tissues of mammals.

3. The different tissues of the fish show lower values for fat than the corresponding tissues of reptiles, which still have lower values than those reported for the tissues of mammals.

4. In January the fat content of the different tissues begins to decrease in general, while in May the highest values of fat are obtained. During spermatogenesis there is no further regeneration of body fat.

The author is indebted to Dr. J. J. Mansour-Bek, for reading through the manuscript.

Bibliography

Abdel Rahman, A., and M. El Sadr: Nutritive value of some fish from Egyptian water. J. Egypt. med. Ass. **30** (3), 116 (1947).

Adolph, E. F.: Physiological regulations. Lancaster: Jaques Cattel Press 1943.

Atwater, W. O.: Report commission fish and fisheries, p. 679. 1888.

De Boer, Benjamin: The distribution of water and fat in the skin and muscle of the dog during chronic and acute dehydration. Amer. J. Physiol. **147**, 49 (1946).

Brown, M. E.: The physiology of fishes. New York: Academic Press 1957.

Eichelberger, L., and G. B. Walter: Water and electrolyte content of normal and hydronephrotic kidneys. J. biol. Chem. **132**, 645 (1940).

Evans, C. L.: Principles of human physiology. London: Churchill 1956.

Harold, G. C.: Chlorides and water in the constitution of tissues. Biochem. J. **27**, 967 (1933).

Hastings, A. B., and L. Eichelberger: The exchange of salt and water between muscle and blood. I. The effect of an increase in total body water produced by the intravenous injection of isotonic salt solutions. J. biol. Chem. **117**, 73 (1937).

Heller, H.: Effect of dehydration on adult and new born rats. J. Physiol. (Lond.) **108**, 303 (1949).

Heller, H., and F. H. Smirk: Studies concerning the alimentary absorption of water and tissue hydration in relation to diuresis. J. Physiol. (Lond.) **76**, 1 (1932).

John, B. F., C. A. Elvehjem and C. Juday: A study of the blood constituents of carp and trout. J. biol. Chem. **148**, 261 (1943).

Johnstone, J.: Report Lancashire sea fisheries lab. 1917.

Khalil, F., and G. Abdel Messeih: Water, nitrogen and lipides content of tissues of *Varanus griseus*. Z. vergl. Physiol. **42**, 403 (1959).

Lovern, A.: Fat metabolism in fishes. Changesin the fat of ripening salmon eggs. Biochem. J. **30**, 20 (1937).

Murray, J., and J. Hijort: The depths of the ocean, p. 761—762. London 1912.

Okamura, H.: Über das Blut des Lachses in der Laichzeit. Jap. J. med. Sci., II. Biochemistry **3**, 85 (1935).

Williams, R. J.: A text book of biochemistry. New York: D. van Nostrand & Co. 1946.

Yanni, M.: 1960, unpublished work on *Clarius lazera*.

Dr. M. Yanni,
Department of Zoology, University College for Girls,
Ain-Shams University, Heliopolis, Cairo, U.A.R.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 56—60 (1961)

From the Department of Zoology, University College for Girls,
Ain-Shams University, Heliopolis, Cairo, U.A.R.

STUDIES ON CARBOHYDRATE CONTENT OF THE TISSUES OF *CLARIUS LAZERA*

By

MOREAD YANNI

With 2 Figures in the Text

(Received June 16, 1961)

Introduction

The problem of blood sugar in fishes has been the subject of a number of investigations which were reviewed by BEUTLER (1939). Big differences were found between the blood sugar levels of fishes of different species. Whereas most of the values found for normal blood sugar lie between 40 and 80 mg percent, normal values as low as 6 mg percent (in *Lophius piscatorius*, GRAY and HALL 1930) and as high as 160 mg and 250 mg percent (in *Anguilla vulgaris*, KIERMER 1939, and in *Carp*, JOHN, ELVEHJEM and JUDAY 1943) respectively were recorded.

Seasonal variations in carbohydrate content of the blood and liver of fishes were studied by SHARP (1935) and LASSLEBEN (1937). The latter found that in April, May and June the blood sugar of reintrout tends to be high, while in December, February and March the blood sugar was low.

From the above literature it appears that the distribution of glycogen in the different tissues of fishes was not extensively worked out, therefore it was thought interesting to study some aspects of the problem of carbohydrate content of tissues of *Clarius lazera*, which by possession of axcessory respiratory organs is not as likely to suffer from asphyxia which might affect the carbohydrate content of the tissues.

Material and Methods

Clarius lazera is a common Nile fish. The animals used for the experiments were caught from different localities near Cairo. Their weights varied from 100 to 450 grams. They were kept in well aerated acquaria in which the water was frequently renewed. Fishes were fed with pieces of bread or worms which they took in readily. Before use, fishes were kept without food for at least 3 days so as to obtain a constant blood glucose level. Care being taken to prevent the fish from struggling, and samples were taken immediately after opening the animal.

The way adopted for taking a sample of blood was to cut off the end part of the tail of the fish after drying it with filter paper, and collect the blood which exudes in a tared, oxalated test tube. Usually three samples of 0.25 cc blood each, were taken at one time from each fish and the average value of glucose was recorded.

Table. *Monthly averages of carbohydrate content of different tissues of Clarius lazera*

Month	Carbohydrate percentage mg/100 gm tissue in											
	blood	skin	liver	skeletal muscle	spleen	stomach	ovary	testes	kidney	heart	respiratory	brain
Jan.	16.9	19.5	116.2	17.6	9.3	19.9	57.0	9.0	30.8	63.0	28.8	46.4
Feb.	12.5	20.9	159.2	25.3	25.0	15.2	27.3	22.8	36.8	44.3	32.3	47.6
March	17.7	13.1	279.0	14.4	30.2	14.4	51.9	38.0	27.2	51.2	44.6	40.0
April	15.8	14.2	411.2	14.6	36.6	32.7	77.9	54.0	42.7	40.5	21.6	38.1
May	27.8	16.5	555.7	17.5	49.8	46.1	123.1	70.0	32.3	41.9	45.9	83.3
June	34.5	18.0	143.9	28.1	86.1	30.4	91.7	35.9	77.6	70.4	44.2	55.8
July	19.1	31.0	93.2	29.5	107.2	42.5	220.5	38.8	106.2	45.8	36.2	74.6
Aug.	17.3	34.5	97.1	35.0	84.9	52.7	108.7	63.0	93.3	42.2	54.5	59.6
Sept.	19.2	25.0	505.3	36.2	102.6	53.4	147.7	87.0	68.3	92.3	44.3	68.8
Oct.	22.3	25.6	275.7	24.6	44.0	47.2	46.0	122.0	86.0	57.7	38.9	45.2
Nov.	14.3	33.1	401.3	37.2	57.3	49.6	115.1	156.0	56.2	65.3	38.0	47.6
Dec.	25.9	35.5	412.5	27.9	27.4	63.9	110.0	104.5	58.3	55.0	43.6	70.2

Zinc sulphate and barium hydroxide were used as deproteinizing reagents, and glucose in the filtrates was determined by the method of GAWADI (1935). Also samples of skin, liver, skeletal muscles, plain muscle of the stomach, ovary, testes, kidney, respiratory organs, spleen, heart and brain were taken into tared centrifuge tubes and analysed for their glycogen content by the usual method of PFLÜGER as improved by GOOD, KRAMER and SOMOGYI in (1933). Data concerning glucose In blood and glycogen content of tissues were recorded during the whole year in order to ascertain whether seasonal variations occur or not. The liver, ovary and testes were weighed seperately and their relative weights were calculated.

Results and Discussion

The average data obtained monthly for the blood glucose and glycogen content of the different tissues of *Clarius lazera* are shown in table 1. Single values for the blood glucose obtained ranged from 5.7 mg to 54.7 mg percent glucose with an average of 20.6 mg for all determinations. This value appears to be low when compared to the data given by LASSLEBEN (1937) and AL-GAUHARI (1958) for teleosts, and lies in the range recorded for sluggish fish by GRAY and HALL (1930).

Also from the data obtained table 1, it appears that the glycogen content of the various tissues of an individual varies from one organ to the other. The tissue with maximum glycogen content is the liver, which acts as a store for carbohydrates. Therefore average value reached 290.2 mg/100 gm tissue. It is interesting to note that average value recorded for glycogen percentage in the female liver was high reaching 317.8 mg, while in males the average was only 249.5 mg percent. This high content of glycogen in the liver lies in contrast to the low values of glycogen obtained in skeletal muscles. Average value was only 24.1 for all estimations. Also glycogen content was found to vary widely

according to the type of muscle investigated; cardiac, smooth and striated. The cardiac muscle has the highest carbohydrate content (average was 55.0 mg percent), while the skeletal muscle show lowest values of glycogen (average was only 24.1 mg). The average value for glycogen in plain muscles of the stomach was intermediate 35.7 mg. The high value for glycogen in cardiac tissue runs in full agreement with the work of GOLDER (1959) in the Rousette, Carp, Tenche and Brochet. GOLDER added that the values of cardiac glycogen in these fishes are very high as compared to mammalian heart.

The values for glycogen in the gonads are higher even than those of the different types of muscles previously mentioned. Thus average glycogen content of the ovaries was 95.9 mg, while the average of glycogen content of the testes was 60.5 mg percent. These high values found in the gonad indicates that the glycogen acts as an important material for the formation of sex products; ova or spermatozoa.

Glycogen also occurred in the remaining tissues but in lower quantities. Thus the average glycogen content in the spleen, brain, kidney, respiratory organs and skin are respectively 59.5, 53.1, 53.7, 39.8, 22.9 mg percent.

From table 1 it appears that the seasonal variations in blood glucose and glycogen content of liver, skeletal muscles, ovary and testes are obvious as shown in curves Fig. 1, while the seasonal variations in glycogen content of the remaining tissues examined are not well pronounced. The seasonal variations in the relative weights of the liver and gonads are shown in Fig. 2. From Figs. 1 and 2, a general decrease is observed in blood glucose, glycogen content and relative weights of nearly all the tissues studied in January and February. This is followed by an obvious increase in glycogen content and relative weights of liver, ovary and testes. But the extent and duration of this increase varies from one tissue to the other. Thus liver glycogen and its relative weight show an increase in March, April and reach thier maxima in May. It is interesting to note that during the process of deposition of glycogen in the tissues of the liver, to its maximum in May, the blood glucose was maintained at comparatively low level. From June onwards enhanced sexual cycle leads to a decrease in glycogen content of the liver. Glycogen is considered as an important material continually stored in the developing eggs, and results in the observed increase of glycogen in the ovary at that period. This process of glycogenolysis in the liver is also accompanied by an obvious increase of blood glucose to maximum in June. Moreover the glycogen content and relative weights of the testes and ovaries increase from March to May. A slight decrease in ovary glycogen occurs in June to be followed by a sharp increase to maximum in July, synchronised with a sharp decrease in liver glycogen to its minimum value. In July the eggs are provided with maximum amount of glycogen

and the process of egg shedding is at its maximum in this month as indicated by the sharp decrease recorded in ovary weight in June and July. From July to September regeneration of gonads occurs after the heavy demands of the breeding season. However the regeneration phenomenon in the ovarian tissue is faster, as its weight rises greatly in

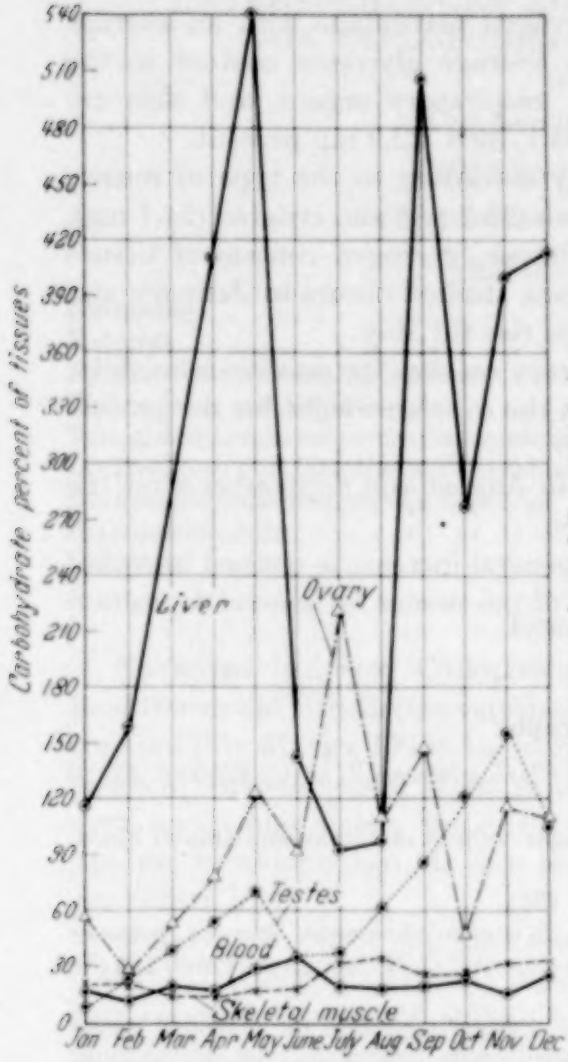

Fig. 1. Seasonal changes in the carbohydrate content of the different tissues of *Clarius*

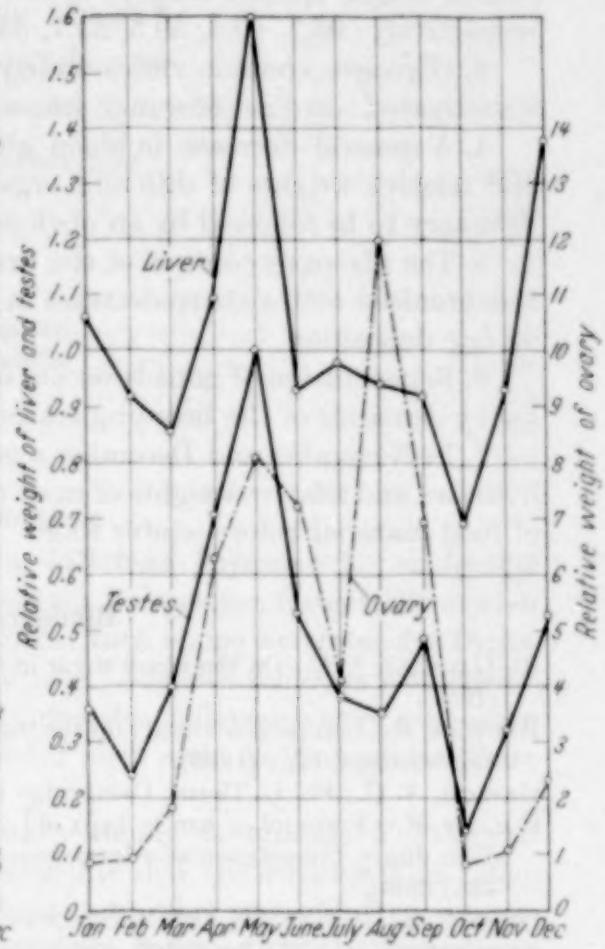

Fig. 2. Seasonal changes in the relative weights of the liver and gonads of *Clarius lazera*

August, that of the testes was comparatively retarded till September. In both cases the glycogen content of the ouary and testes tends to be high. In October however, a decrease in glycogen content and relative weights of liver, ovary and testes occurs to be followed by a continious increase in November and December. This last increase in blood glucose and tissue glycogen on one hand, and the relative weights of the different organs on the other hand is due to the general deposition of food material before winter time.

Aeknowledgement. The author wishes to thank Professor F. KHALIL, for revising the manuscript.

Summary

1. Carbohydrate content of tissues, and relative weights of different organs of *Clarius lazera* were determined each month during the course of a whole year.

2. The liver shows maximum glycogen percentage with an average of 290.2 mg/100 gm tissue. Further average glycogen content in the ovary, testes, spleen, kidney, brain, respiratory organs, and skin are respectively: 95.7, 60.5, 59.5, 53.7, 53.1, 39.8, 22.9 mg percent.

3. Glycogen content varies widely according to the type of muscle investigated; cardiac (55.0 mg), smooth (35.7 mg) and striated (24.1 mg).

4. A general decrease in blood glucose, glycogen content of tissues and relative weights of different organs studied occurs in January and February to be followed by an obvious rise till May.

5. The glycogen content of the ovary reaches its maximum in July, synchronised with a sharp decrease in the ovarian weight for the process of egg deposition.

6. Regeneration of gonads occurs in August and September after the heavy demands of the breeding season.

7. In November and December a general increase is noticed in carbohydrates and relative weights of most of the tissues for general deposition of food material before winter time.

Bibliography

Al-Gauhari, A. E.: On the blood sugar in *Clarius lazera*. Z. vergl. Physiol. **41**, 26 (1958).

Beutler, R.: Comparative study on the sugar content of human and animal blood. Ergebn. Biol. **17**, 1 (1939).

Gawadi, A. G.: Ph. D. Thesis, Cambridge 1935.

Golder, G.: Recherches sur le taux du glycogène cardiaque chez les poissons d'eau douce. Comparison avec les poissons marins. C. R. Soc. Biol. (Paris) **153** (3), 435 (1959).

Good, C. A., H. Kramer and M. Somogyi: Pfluger's method for glycogen determination. J. biol. Chem. **100**, 485 (1933).

Gray, I. E., and F. Hall: Blood sugar and activity in fishes with notes on the action of insulin. Biol. Bull. **58**, 277 (1930).

John, B. F., C. A. Elvehjem and C. Juday: A study of the blood constituents of *Carp* and *Trout*. J. biol. Chem. **148**, 261 (1943).

Kiermer, A.: Über den Blutzucker der Süßwasserfische. Z. vergl. Physiol. **27**, 460 (1939).

Laszleben, R.: Untersuchungen am Blutzucker und den Langerhansschen Inseln von Knochenfischen. Diss. München 1937.

Sharp, J. G.: Glycogenolysis in fish liver at low temperature in haddocks. Biochem. J. **29**, 854 (1935).

Dr. M. Yanni,
Department of Zoology, University College for Girls,
Ain-Shams University, Heliopolis, Cairo, U.A.R.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 61—77 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster i. Westf.
(Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. B. Rensch)

UNTERSUCHUNGEN ZUR SINNESPHYSIOLOGIE VON DIPLOPODEN UND CHILOPODEN

Von

Christoph Meske*

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 19. Mai 1961)

Inhaltsübersicht

Seite

Einleitung 61
Material 62
Schallreaktionen von Diplopoden 62
Thigmotaxis von *Lithobius* 66
Vorzugstemperaturen zweier Chilopodenarten 68
Die Reaktion von *Lithobius* auf Geruchsstoffe 69
Die Lichtsinnesleistungen von *Lithobius* 73
Zusammenfassung 75
Literatur 76

Einleitung

Nachdem bei dem Chilopoden *Lithobius forficatus* L. eindeutige Reaktionen auf Schallreize verschiedener Frequenzen festgestellt werden konnten (Ch. Meske 1960), lag es nahe, auch einige Vertreter der Diplopoden in entsprechender Weise zu prüfen. Zugleich schien es wünschenswert, noch einige andere Sinnesleistungen der Chilopoden einer genaueren Analyse zu unterziehen, da dies bisher noch nicht in genügender Weise geschehen ist.

Experimente über die Lichtwahrnehmung unternahm F. Plateau (1886). C. Hennings (1904a) untersuchte den Geruchssinn von *Lithobius*, und K. Verhoeff (1925) berichtete über verschiedene sinnesphysiologische Leistungen der Chilopoden. J. Scharmer (1935) studierte den Geruchssinn sowie einige optische Reaktionen von *Lithobius*. Eingehender wurde der Lichtsinn dann erst von K. Klein (1934) und P. Görner (1959) analysiert. K. Bauer (1955) bearbeitete die Sinnesphysiologie von *Lithobius* im Zusammenhang mit ökologischen Fragen.

Da viele Fragen noch ungeklärt blieben, sollen im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen die Bedeutung der Schläfenorgane, die Lichtsinnesleistungen — besonders die Optomotorik —, die Thigmotaxis sowie

* Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. B. Rensch, der die Anregung zu dieser Arbeit gab, bin ich für viele wertvolle Ratschläge und beste Unterstützung von seiten des Zoologischen Institutes Münster zu großem Dank verpflichtet.

die Bedeutung des Geruchssinnes bei *Lithobius* eingehender analysiert werden. Ferner erforderten die bisher stark divergierenden Angaben über die Vorzugstemperatur von *Lithobius* eine weitere Klärung.

Material

Bei den Versuchen über die Schallwahrnehmung wurden Diplopoden der Arten *Glomeris marginata*, *Polydesmus angustus*, *Cylindroiulus teutonicus* und *Schizophyllum sabulosum* verwendet. Sie stammten aus der näheren Umgebung Münsters und aus Nordhessen. *Lithobius forficatus*, an dem ich die Mehrzahl der sinnesphysiologischen Untersuchungen vornahm, sammelte ich vorzugsweise unter Steinen und in Baumstümpfen im Münster- und Sauerland. Besonders unter der Rinde alter Fichtenstümpfe findet *Lithobius* Schutz, Dunkelheit und die vom Mulm sehr lange gehaltene Feuchtigkeit. Da auch seine Beutetiere, wie Regenwürmer, Spinnen, Collembolen und Käferlarven dort vorkommen, ist er regelmäßig an solchen Plätzen anzutreffen. Die Exemplare von *Geophilus longicornis*, die ich bei Temperaturversuchen verwendete, stammten ebenfalls aus diesem Biotop.

Da Chilopoden äußerst leicht durch Druck und durch scharfe Kanten zu verletzten sind, habe ich es sowohl beim Fang als auch bei den Versuchen stets vermieden, die Tiere mit der Hand oder mit einer Pinzette zu greifen. Ich ließ sie vielmehr in kleine, geöffnete Dosen hineinlaufen, die ich ihnen in ihren Fluchtweg hielt. Die Chilopoden wurden einzeln in offenen runden Glasgefäßen gehalten, die mit grobem Sand, Mulm und Moos etwa 5 cm hoch gefüllt waren. Steine und Rindenstücke dienten als Verstecke. Der Inhalt der Gefäße wurde stets feucht gehalten. Als Futter gab ich Regenwürmer, Insektenlarven usw., die aus dem gleichen Biotop wie die Versuchstiere stammten. Die untersuchten Diplopoden hielt ich in Gefäßen gleicher Art und fütterte sie mit Mohrrübenstücken und Salat.

Schallreaktionen von Diplopoden

Nachdem das Schallwahrnehmungsvermögen von *Lithobius forficatus* eindeutig erwiesen war und die Beteiligung des bis dahin hinsichtlich seiner Funktion unbekannten Schläfenorgans an der Schallreception wahrscheinlich gemacht werden konnte (MESKE 1960), führte ich entsprechende Experimente auch mit einigen Diplopoden durch. In dieser Klasse verfügen unter anderem *Glomeris marginata* und *Polydesmus angustus* über ein wohlausgebildetes Schläfenorgan, das bei *Glomeris* vielleicht die höchste Entwicklungsstufe im Vergleich mit anderen Tausendfüßlern aufweist (O. PFLUGFELDER 1933). Es ist von hufeisenförmiger Gestalt und so groß, daß es leicht mit bloßem Auge zu erkennen ist. Sein Feinbau ist dem des Schläfenorgans bei *Lithobius* ähnlich. Seine Funktion war bisher gleichfalls vollkommen unbekannt.

Ich untersuchte das Schallwahrnehmungsvermögen der Diplopoden mit der gleichen Versuchsanordnung, wie ich sie für die Versuche mit *Lithobius* verwendet hatte. Die Tiere befanden sich in einem Schaumgummigefäß, das an Gummifäden hing. Die Töne wurden mittels eines Generators in einem Rundfunkgerät erzeugt (vgl. MESKE 1960).

Es stellte sich heraus, daß auch die untersuchten Vertreter der Diplopoden deutlich kenntliche Reaktionen auf Schallreize zeigten. So hielten umherlaufende *Glomeris marginata* und *Polydesmus angustus*

beim Erschallen des Tones sofort an und zogen die Antennen ein. *Glomeris* rollte außerdem meist den Kopf und die ersten Segmente ein. Nachdem der Ton verklungen war, liefen die Tiere weiter. Beide Arten reagierten bei Tönen von 500 und 1000 Hz *immer* (Tabelle 1 und 2).

Tabelle 1. *Schallreaktionen von Glomeris marginata*

	Frequenz						
	100 Hz	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Anzahl der Versuchstiere . .	8	8	6	4	8	6	4
Anzahl der Versuche	16	28	30	20	50	30	20
Anzahl der Reaktionen . . .	4	14	30	20	22	0	0
Prozentsatz der Reaktionen .	25	50	100	100	44	0	0

Tabelle 2. *Schallreaktionen von Polydesmus angustus*

	Frequenz						
	100 Hz	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Anzahl der Versuchstiere . .	4	4	4	4	4	4	4
Anzahl der Versuche	20	20	20	20	20	20	20
Anzahl der Reaktionen . . .	0	0	20	20	6	0	0
Prozentsatz der Reaktionen .	0	0	100	100	33	0	0

Polydesmus zeigte aber als einziger der untersuchten Diplopoden auf Frequenzen unterhalb von 500 Hz keine Reaktionen mehr. Auch *Cylindroiulus teutonicus* reagierte hundertprozentig auf Frequenzen von 500 und 1000 Hz, indem er beim Erklingen des Tones verharrte und seine Fühler einzog. Im Gegensatz zu *Polydesmus* waren aber auch bei 100 Hz noch in 50% aller Versuche Reaktionen zu beobachten (Tabelle 3).

Tabelle 3. *Schallreaktionen von Cylindroiulus teutonicus*

	Frequenz						
	100 Hz	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Anzahl der Versuchstiere . .	4	4	6	6	6	4	4
Anzahl der Versuche	20	20	30	30	30	20	20
Anzahl der Reaktionen . . .	10	18	30	30	22	0	0
Prozentsatz der Reaktionen .	50	90	100	100	73	0	0

Bei *Schizophyllum* und einigen anderen Julinen konnte Hennings (1906) das Schläfenorgan nicht nachweisen. Äußerlich sieht man auch keinerlei Rudimente des Organs. Dennoch zeigte auch *Schizophyllum sabulosum* ganz eindeutige Schallreaktionen. Die Versuchstiere dieser Art ließen sich durch das Erklingen eines Tones zunächst nicht in ihrem ruhigen Lauf beeinflussen. Sobald der Ton jedoch endete, reagierten

sie spontan durch Stehenbleiben und Fühlereinziehen. Hierbei spielte es keine Rolle, wie lange der Ton zuvor andauerte. Die Reaktion erfolgte stets erst hinterher. Von den untersuchten Diplopoden reagierten diese Tiere als einzige auch bei 2000 Hz in 100% aller Fälle (Tabelle 4; Abb. 1).

Tabelle 4. *Schallreaktionen von Schizophyllum sabulosum*

	Frequenz						
	100 Hz	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Anzahl der Versuchstiere . .	6	6	6	6	4	6	6
Anzahl der Versuche. . . .	30	30	30	30	20	30	30
Anzahl der Reaktionen . . .	18	12	28	30	20	0	0
Prozentsatz der Reaktionen .	60	40	93	100	100	0	0

Die meisten Versuchstiere reagierten auch auf Pfeiftöne, die mit dem Mund oder einer Mundharmonika erzeugt wurden. PFLUGFELDER hatte bereits die Beobachtung gemacht, daß die Exemplare von *Glomeris*, die er unter Steinhaufen fand, bei vorsichtigem Aufdecken der Steine ausgestreckt, bei geräuschvollem Steinwälzen jedoch fast stets zusammengerollt lagen. Tatsächlich läßt sich dieses Zusammenrollen auch durch laute Geräusche anderer Art, wie beispielsweise durch starkes Klopfen auf ein dünnes Brett, hervorrufen.

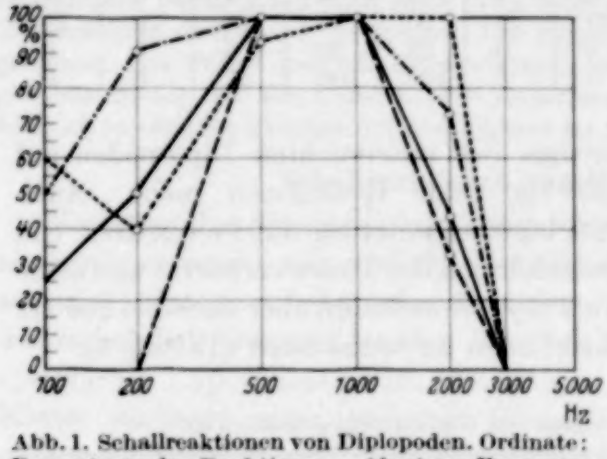

Abb. 1. Schallreaktionen von Diplopoden. Ordinate: Prozentsatz der Reaktionen. Abszisse: Frequenzhöhe in Hertz (logarithmisch). *Glomeris marginata* ——; *Polydesmus angustus* — — —; *Cylindroiulus teutonicus* —·—·—; *Schizophyllum sabulosum* - - - - -

Bei allen Schallversuchen deutet das Verhalten der Tiere darauf hin, daß es sich um eine Schreckreaktion handelt. Gerade bei dem Saftkugler *Glomeris* ist das Zusammenrollen zu einer Kugel ein sehr typisches Schreckzeichen, das diese Tiere bei Berührungsreizen ebenfalls sofort ausführen. Auch die manchmal bei *Lithobius* (MESKE 1960) zu beobachtende Art der Schallreaktion (spontan erheblich erhöhte Laufgeschwindigkeit, dabei in typischer Schreckstellung die letzten Beinpaare hochgerichtet), läßt die Frage nach der biologischen Bedeutung dieses Verhaltens aufkommen. Es erscheint möglich, daß diese Schallreaktionen gegenüber einem sich akustisch bemerkbar machenden Feind (etwa Spitzmaus) für die Tiere vorteilhaft sind. Das Davonrasen von *Lithobius* kann als Flucht gedeutet werden. Wesentlich häufiger kommt ein Verharren und somit „nicht durch Bewegung Auffallen" vor in Form des

meistens von *Lithobius* und Diplopoden gezeigten Verhaltens, was vielleicht eine Schutzreaktion gegen am Boden im Laub Nahrung suchende Vögel, wie Drosseln, ist. Bei *Glomeris* wird außerdem durch das Einrollen noch ein zusätzlicher Schutz erzielt. Das eigenartige Verhalten von *Schizophyllum*, erst nach Beendigung des Schalles zu stoppen und Kopf und Fühler einzuziehen, ist allerdings als Schutzreaktion kaum zu erklären.

Die meisten Tiere mit Schallwahrnehmungsvermögen sind auch selber in der Lage, Töne irgendwelcher Art zu erzeugen. Von den untersuchten Arten ist nichts Derartiges bekannt. Es ist aber zu beachten, daß die Männchen der tropischen Riesenkugler oder Sphaerotheriiden, die hauptsächlich in Südostasien und auf Madagaskar vorkommen, mit Stridulationsorganen an den Telopoden weithin hörbare Laute zu erzeugen vermögen (Verhoeff 1928). Auch die Weibchen einiger Sphaerotheriiden verfügen über ein Schrillorgan. Falls diese Laute, wie bei vielen Arthropoden, beim Paarungsverhalten eine Rolle spielen, müssen sie von den Tieren auch wahrgenommen werden können. Näheres ist jedoch hierüber nicht bekannt. Ein Unterschied im Verhalten der Geschlechter bei den von mir untersuchten Chilopoden war nicht zu beobachten.

Tabelle 5. *Schallreaktionen von Lithobius forficatus*
Exemplare mit Lack auf den Schläfenorganen *und* auf der Kopfoberseite.

	Frequenz					
	200 Hz	500 Hz	1000 Hz	2000 Hz	3000 Hz	5000 Hz
Anzahl der Versuchstiere	7	7	7	7	7	7
Anzahl der Versuche	35	55	55	55	35	35
Anzahl der Reaktionen	3	3	3	6	1	0
Prozentsatz der Reaktionen	8,6	5,4	5,4	10,9	2,9	0

Versuche mit *Lithobius forficatus* hatten gezeigt (Meske 1960), daß das Tömösvarysche oder Schläfen-Organ sehr wahrscheinlich an der Schallperception beteiligt ist. Tiere, denen ich diese Organe durch Verkleben oder durch mechanische Beschädigung auszuschalten versucht hatte, zeigten erheblich verminderte Schallreaktionen. Es fiel jedoch auf, daß auch Versuchstiere, denen ich nur die Kopfoberseite mit Lack bestrichen, die Schläfenorgane jedoch unversehrt gelassen hatte, eine etwas verringerte Häufigkeit der Reaktionen gegenüber unbehandelten Tieren aufwiesen. Ich klebte daher bei weiteren Versuchen *Lithobius forficatus* Nagellack sowohl auf die Schläfenorgane als auch auf die gesamte Kopfoberseite. Bei den so behandelten Tieren konnte ich nun nur noch ganz vereinzelte Schallreaktionen beobachten (Tabelle 5). Neben den Schläfenorganen ist offensichtlich, wie diese Experimente lehren, auch die Kopfoberseite an der Schallperception

mitbeteiligt. *Wie* jedoch die Schallwahrnehmung auf diesem Wege erfolgen kann, bedarf ebenso noch der Klärung wie die Schallperception bei *Schizophyllum*, bei dem äußerlich keine Schläfenorgane zu erkennen sind, das aber gleichfalls, wenn auch in ungewöhnlicher Weise, auf Schall reagiert.

Thigmotaxis von *Lithobius*

F. PLATEAU hatte schon 1886 die Ansicht geäußert, daß die Chilopoden nicht nur Dunkelheit und Feuchtigkeit aufsuchen, sondern speziell solche Ruheorte anstreben, an denen der größte Teil ihres Körpers mit der festen Umgebung (feuchte Erde, Moos usw.) in Berührung kommt. Im Gegensatz hierzu glaubte VERHOEFF aus dem Putzbedürfnis vieler Chilopoden den Schluß ziehen zu können, „daß ein ‚contact direct' wenigstens von den Scutigeriden, Lithobiiden und *Cryptops* eher gemieden als gesucht wird". Bei gefangenen Chilopoden kann man das Bestreben nach einer möglichst großen Kontaktnahme des Körpers auch mit trockenen Bereichen ihrer Umwelt, z. B. der Wand des Aufenthaltsgefäßes, beobachten.

Um dieses Verhalten durch quantitative Untersuchungen eindeutig zu sichern, stellte ich folgende Versuchsanordnung her. Die Rinne eines der gebräuchlichen Schmetterlingsspannbretter, die eine Breite von 1,2 cm, eine Höhe von 0,8 cm und eine Länge von 35 cm hatte, legte ich mit verschieden langen Pappstreifen der gleichen Breite (1,2 cm) in der Weise aus, daß der Boden der Rinne an zwei Stellen treppenförmig anstieg und wieder abfiel. Die beiden höchsten Stufen waren 2 bzw. 3,5 cm lang und hatten voneinander einen Abstand von 13 cm. Sie lagen 2 mm unter dem oberen Rand der Rinne. Darauf wurde die ganze Rinne mit sehr dünner Organzaseide gleichmäßig überspannt. Der Abstand des Bodens von der Seidendecke war nun auf den beiden höchsten Stufen so gering, daß ein ausgewachsener *Lithobius* sich nur langsam hindurchbewegen konnte, weil sein Rücken in sehr enge Berührung mit der straff gespannten Seide kam. Die Lichtquelle (schwache Deckenbeleuchtung) befand sich in der Mitte über dem Versuchsgang, so daß dieser gleichmäßig ausgeleuchtet war und auch in den Ecken keinerlei Schatten auftraten.

Ich ließ jeweils einen *Lithobius forficatus* am Ende des Ganges ein und verschloß die Öffnung dann wieder mit einem Korkstück. War der Hundertfüßer zur Ruhe gekommen, reizte ich ihn durch Anblasen mit dem Mund (bei den Versuchen in Tabelle 6), später durch Anblasen mittels einer Luftpumpe, worauf das Tier meist seinen Platz verließ. Nach jeweils einer Minute notierte ich, wo sich das Tier aufhielt und scheuchte es dann erneut auf. Bei diesen Versuchen gab es vier mögliche Gruppen von Aufenthaltsorten für *Lithobius*: 1. Auf den Stufen, also mit Berührungsreiz von oben durch die Seide; 2. Aufenthalt auf dem niedrigen Boden ohne Rückenberührung; 3. Aufenthalt in einer der Ecken des Ganges, wobei das Tier eine mehr oder weniger gekrümmte Haltung einnahm, sich sozusagen „in die Ecke drückte", und dabei mit einem großen Teil seines Körpers die Wandung berührte; 4. Umherlaufen mit stets wechselnden Orten.

Wie die Tabellen 6 und 7 lehren, hielten sich die nicht umherlaufenden Tiere vorzugsweise in einer Ecke oder an den engsten Stellen auf, d. h. also an Stellen, an denen sie mit dem Körper die Wandungen der Apparatur berührten.

Tabelle 6. *Anzahl der beobachteten Aufenthaltsorte im Treppengerät* Anblasen mit dem Munde.

Mit Rückenberührung	170 = 29,3%
Ohne Rückenberührung	30 = 5,2%
In einer Ecke	215 = 37,0%
Umherlaufend	166 = 28,6%

Tabelle 7. *Anzahl der beobachteten Aufenthaltsorte im Treppengerät* Anblasen mit Luftpumpe.

Mit Rückenberührung	71 = 18,7%
Ohne Rückenberührung	12 = 3,2%
In einer Ecke	143 = 37,7%
Umherlaufend	153 = 40,3%

In einer dritten Versuchsreihe prüfte ich, ob dunkle Stellen vor solchen bevorzugt werden, die eine Rückenberührung gestatten. Dafür brachte ich eine Stange derart quer über dem Versuchsgang an, daß ein 5 cm breiter Schatten erzeugt wurde, der zwischen die erhöhten Stellen auf den niedrigen Boden fiel. Nun zeigte sich, daß die Tiere die tiefergelegenen Partien, die sie bei den vorhergehenden Versuchen kaum zur Ruhe aufgesucht hatten, stark bevorzugten, weil sie jetzt beschattet waren (Tabelle 8).

Tabelle 8. *Anzahl der beobachteten Aufenthaltsorte im Treppengerät* Anblasen mit Luftpumpe. Schatten auf den niedrigen Bodenpartien.

Mit Rückenberührung	44 = 12,5%
Ohne Rückenberührung	15 = 4,3%
In einer Ecke	105 = 29,8%
Umherlaufend	74 = 21,0%
Im Schatten	114 = 32,4%

Tabelle 9. *Anzahl der beobachteten Aufenthaltsorte im Treppengerät* Anblasen mit Luftpumpe. Niedrige Partien feucht ausgelegt.

Mit Rückenberührung	47 = 11,7%
Ohne Rückenberührung	17 = 4,2%
In einer Ecke	101 = 25,2%
Umherlaufend	102 = 25,4%
Auf feuchtem Grund	134 = 33,4%

Bei weiteren Versuchen wurde geprüft, ob ein auf den Boden der Rinne zwischen die erhöhten Stellen gelegter 5,5 cm langer Streifen angefeuchteten Fließpapiers *Lithobius* veranlaßte, diese sonst nur selten gewählten Stellen zur Ruhe aufzusuchen. Wie Tabelle 9 zeigt, war dies tatsächlich in starkem Maße der Fall.

Schließlich wurden Tiere einmal ohne jede Reizung in den trockenen, unbeschatteten Gang gebracht und, ob in Bewegung oder in Ruhe, nach jeder Minute der Aufenthaltsort notiert. Wie die Prozentzahlen der Tabelle 10 lehren, blieben die Tiere wiederum nur in einer sehr geringen Zahl von Fällen im freien Gang sitzen, also ohne Berührung des Körpers mit der Decke oder der Wand zu haben.

Tabelle 10. *Anzahl der beobachteten Aufenthaltsorte im Treppengerät* Ohne jede Reizung.

Mit Rückenberührung	89 = 22,1%
Ohne Rückenberührung	21 = 5,2%
In einer Ecke	150 = 37,3%
Umherlaufend	132 = 35,3%

Um die Bevorzugung von Rückenberührung und Aufenthalt im Schatten noch besser beurteilen zu können, benutzte ich außerdem folgende Versuchsanordnung. In die Mitte einer großen Petrischale (Durchmesser 19,5 cm), die auf einem Dreifuß von annähernd gleichem Durchmesser stand, legte ich eine kleine Petrischale mit

Deckel (9,2 cm Durchmesser), die mit Seidenpapier ausgelegt war. Auf diesem lag ein Stück Pappe, 6 cm lang und 3 cm breit, dessen eine Schmalseite ich nach unten abgeknickt hatte. So befand sich unter dem Pappstück ein kleiner Hohlraum von 0,4 cm Höhe auf der einen Seite, der zur anderen Seite hin immer niedriger wurde. Die Schale wurde senkrecht von unten mit einer Taschenlampe beleuchtet. Das in die kleinere Schale gesetzte Tier konnte 1. in der Schale ständig umherlaufen, 2. sich *auf* die Pappe, also in den Schatten setzen, 3. unter die Pappe kriechen oder 4. ohne Rückenberührung in der Schale still sitzen. Auch in diesem Falle notierte ich nach jeder Minute den Aufenthaltsort (Tabelle 11). Bei einer weiteren Versuchsreihe feuchtete ich das Pappstück vorher an (Tabelle 12).

Tabelle 11. *Anzahl der beobachteten Aufenthaltsorte in der von unten beleuchteten Petrischale mit trockenem Pappstück*

Mit Rückenberührung	168 = 39,5%
Frei, ohne Rückenberührung	20 = 4,7%
Umherlaufend	153 = 35,9%
Im Schatten	84 = 19,7%

Tabelle 12. *Anzahl der beobachteten Aufenthaltsorte in der von unten beleuchteten Petrischale mit feuchtem Pappstück*

Mit Rückenberührung	185 = 33,9%
Frei, ohne Rückenberührung	60 = 10,9%
Umherlaufend	150 = 27,5%
Im Schatten	151 = 27,6%

Auch bei diesen beiden Versuchsreihen ergab sich, daß die Tiere nur in relativ wenigen Fällen den Aufenthalt im Licht ohne Rückenberührung wählten. Sie kamen fast ausschließlich unter oder auf dem in der Petrischale liegenden Pappstück zur Ruhe. Bei dieser Anordnung wurde die Rückenberührung sogar dem Schatten gegenüber bevorzugt.

Alle diese Resultate lehren, daß *Lithobius* beim Aufsuchen der Verstecke nicht nur von negativer Phototaxis und Hydrophilie, sondern auch von positiver Thigmotaxis geleitet wird. Diese Ergebnisse entsprechen den gelegentlichen Beobachtungen anderer Autoren. PLATEAU hatte festgestellt, daß *Cryptops punctatus* gern unter etwas schräg gestellte Objektträger kroch, und auch J. M. DEMANGE (1955) machte bei *Lithobius piceus* ähnliche Beobachtungen.

Vorzugstemperaturen zweier Chilopodenarten

Die bisher vorliegenden Untersuchungen über die Vorzugstemperatur von *Lithobius* hatten sehr verschiedene Ergebnisse. Während die von SCHARMER (1935) ermittelte Vorzugstemperatur bei 27,3° C liegt, sieht K. BAUER (1955) 12° C als bevorzugte Bodentemperatur für *Lithobius forficatus* an. Wahrscheinlich sind diese Unterschiede dadurch bedingt, daß die Tiere aus verschiedenen Gebieten stammten, daß sie unmittelbar vor den Versuchen längere Zeit verschiedenen Temperaturen ausgesetzt waren, und daß vor allem vielleicht die Feuchtigkeit nicht die gleiche war. Wie G. SCHMIDT (1956) für einige Laufkäfer der Gattung *Carabus* gezeigt hatte, kann sich die Vorzugstemperatur bei feuchterer Umwelt erheblich verschieben.

Zu meinen Versuchen benutzte ich eine ringförmige Temperaturorgel, deren Laufgang durch elektrische Heizspiralen geheizt und auf der gegenüberliegenden Seite entsprechend durch fließendes Wasser gekühlt wurde. Die Ablesungen erfolgten an 12 eingebauten Thermometern. Ich legte die Laufschiene mit dünnem Fließpapier aus und setzte jeweils einen *Lithobius* in den Gang. Nach 10 min und dann jede weitere Minute las ich den jeweiligen Standort des Tieres ab.

Bei 25 verschiedenen Tieren erhielt ich in insgesamt 559 Ablesungen einen Mittelwert von 21,9 ° C. Dieser Wert sank, wenn ich das Fließpapier vorher leicht angefeuchtet hatte, auf 17,34° C Durchschnittstemperatur bei ebenfalls 25 Exemplaren. Bei 10 Exemplaren von *Geophilus longicornis* lag die auf gleiche Weise ermittelte Vorzugstemperatur bei feuchtem Untergrund bei nur 13° C. Bei weiteren Versuchen kamen die Tiere zunächst jeweils $1^1/_2$ Std in einer feucht ausgelegten Petrischale im Polythermostaten in eine Vortemperatur. Bei *Lithobius* ergab sich dann nach 10° C Vortemperatur eine niedrigere Vorzugstemperatur als bei den ersten Versuchen, nämlich 18,4° C in der trocknen Temperaturorgel, in der feuchten 16,3° C. Bei einer Vortemperatur von 25° C ergaben sich folgende Werte: trockene Temperaturorgel 22,6° C, feuchte 21,8° C. Auch bei *Geophilus* veränderten sich nach dem Aufenthalt in einer bestimmten Vortemperatur die Werte der Vorzugstemperatur in der Temperaturorgel. Nach 10° C Vortemperatur stellte ich eine Durchschnittsbevorzugung von 12,8° C fest, nach 25° C Vortemperatur eine solche von 17,3° C.

Die Reaktion von *Lithobius* auf Geruchsstoffe

Bereits C. Hennings (1904) hatte den Geruchssinn verschiedener Chilopoden untersucht. Er hielt den zu untersuchenden Tieren, „nachdem sie sich für eine bestimmte Richtung entschieden hatten", „einen mit der betreffenden Flüssigkeit getränkten Pinsel in den Weg" und beobachtete bei der Annäherung der Versuchstiere an den Geruchsstoff als Reaktion heftiges Zittern der Antennen und ein Erheben des Vorderkörpers nach rechts und links. Er untersuchte derart *Lithobius forficatus*, *Cryptops hortensis* und *Geophilus linearis*. Von diesen reagierte *Lithobius* am besten. Nach Antennenamputation zeigte er jedoch nur noch vereinzelte Reaktionen auf die Geruchsstoffe. Hennings schloß daraus auf entsprechende Rezeptoren in den Antennen. Zum gleichen Ergebnis kam H. Friedel (1928) bei dem Symphylen *Scutigerella immaculata*. Hennings hatte weiterhin Versuche mit *Lithobius* derart angestellt, daß er ausgehungerten Tieren Rindfleisch versteckt liegend bot, welches von diesen nach kurzer Zeit gefunden wurde. Antennenamputierte Tiere fanden diese Nahrung jedoch nicht. J. Scharmer (1935) dagegen behauptete, daß *Lithobius* „seine Beute nicht mit Hilfe des Geruchssinnes findet". Dieser Autor hatte hungrigen *Lithobius forticatus* Nahrungsstücke zwischen die Antennen gehalten und letztere auch mit „Regen-

wurmsaft" bestrichen, doch hierbei keine Reaktionen erhalten. Hieraus schloß er, daß „*Lithobius* Fleisch nicht wittert". SCHARMER stellte auch Geruchsversuche mit *Lithobius* im T-Rohr an, wobei er positive Reaktionen auf Ammoniak, Moschus und Schwefelwasserstoff, negative auf Skatol beobachten konnte. Da antennenamputierte Tiere fast genau so wie gesunde reagierten, nahm SCHARMER an, daß die Geruchsperzeption nicht allein an die Antennen, die reichlich mit Sinneszapfen ausgerüstet sind (H. FUHRMANN 1922), gebunden ist. H. R. SIMON (1960) ist dagegen der Ansicht, daß beim Beutefang des Steinkriechers „die Schlüsselreize taktiler oder chemischer Art" sind. Dennoch meint er, *Lithobius* nicht als Jäger, sondern als ein „Wartetier" bezeichnen zu müssen.

Bei meinen Versuchen setzte ich zunächst jeweils einen *Lithobius forficatus* in eine geschlossene, mit feuchtem Fließpapier ausgelegte Petrischale von 9,2 cm Durchmesser und 2 cm Höhe, in deren Mitte ein runder Drahtgitterdeckel lag. Unter diesem lag ein Stück Fließpapier, das mit 0,5 cm^3 der betreffenden Geruchsstofflösung getränkt war und sich auf einem Stück feuchtigkeitsundurchlässigem Cellophan befand. Eine Reaktion der Versuchstiere zeigte sich sehr deutlich im Putzen der Antennen, die, fast an der Basis beginnend, bis zur Spitze durch die halbgeöffneten zweiten Maxillen gezogen und von den Mandibeln mit kauenden Bewegungen bearbeitet wurden.

Im allgemeinen nahm die Häufigkeit des Antennenputzens mit der gebotenen Reizstärke, d. h. mit der Konzentration des Geruchsstoffes, zu (Tabelle 13).

Tabelle 13. *Anzahl des Antennenputzens von Lithobius in jeweils 1 Std bei Reizung mit Buttersäure*

Verdünnung	Versuchstier Nr.								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1:50	6	8	5	5	9	4	7	6	8
1:10	14	12	14	17	19	14	15	11	8
1: 5	96	88	102	70	106	92	63	49	82

Bei Geruchsstoffen wie Amylazetat und Formaldehyd trat in den meisten Fällen infolge der schädigenden Wirkung dieser Substanzen nach einiger Zeit der Tod ein. Bis dahin waren auch häufiges Antennenputzen und heftige Ausbruchsversuche aus der Schale zu beobachten.

Tabelle 14. *Anzahl des Antennenputzens von Lithobius in jeweils 1 Std bei Anwesenheit eines Regenwurmes*

	Versuchstier Nr.							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Ohne Regenwurm . .	17	8	14	11	22	14	21	11
Mit Regenwurm . . .	74	93	24	50	25	59	17	50

Bei weiteren Versuchen setzte ich unter den Drahtgitterdeckel an Stelle des geruchsstoffgetränkten Fließpapiers einen unbeschädigten Regenwurm. Bei 16 Versuchen von jeweils 1 Std Dauer zeigten die Tiere in den Petrischalen, in denen sich der Regenwurm befand, ein Mehrfaches an Putzbewegungen gegenüber denjenigen, in deren Schale sich nur ein Drahtgitterdeckel befand (Tabelle 14).

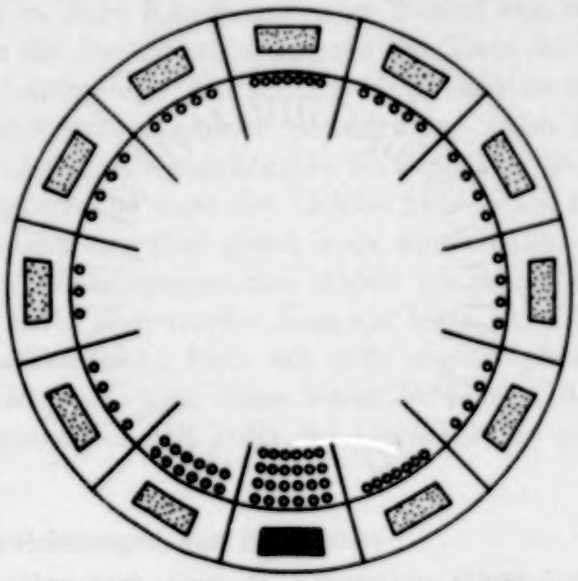

Abb. 2. Verweildauer von neun nacheinander beobachteten *Lithobius* in der Geruchsorgel. Stärkere Ansammlung der Versuchstiere vor dem Nahrungsstück (schwarzer Fleck). Beleuchtung diffus von oben. O 100 sec Verweildauer

Zur weiteren Klärung der Frage, ob *Lithobius* seine Nahrung mit Hilfe des Geruchssinnes findet, baute ich aus Zelluloid ein rundes Gefäß von 22,5 cm Durchmesser und 4 cm Höhe. Zwölf 5 cm lange, radiär angeordnete Zelluloidstreifen bildeten am Rande des Gefäßes 12 Kammern, die nach innen zu von einer doppelten Wand aus Kunststoffmaschendraht abgeschlossen waren. Der Abstand der Maschenwände voneinander betrug 1 cm. In eine der äußeren Kammern legte ich ein kleines Stück Pferdefleisch (womit ich *Lithobius* oft fütterte) von annähernd walzenförmiger Gestalt. In den übrigen 11 Kammern befand sich je ein ebenfalls walzenförmiges, dunkelrotbraun angestrichenes, gleich großes Holzklötzchen. Beleuchtet wurde die Versuchsanordnung von oben mit einer 15 Watt-Birne, an deren Unterseite ein Pappscheibchen das direkte Licht vom Versuchstier fernhielt. Die ganze Einrichtung war mit einer 50 cm hohen schwarzen Papierwand umstellt, die einen Sehschlitz zum Beobachten besaß. Das Versuchstier wurde nun in die Mitte der Arena, die mit einem Pappboden ausgelegt war, gesetzt und das ganze Gefäß mit einer Glasplatte abgedeckt. Ich notierte die Aufenthaltsdauer des Versuchstieres vor den einzelnen Kammern mit Hilfe einer Stoppuhr.

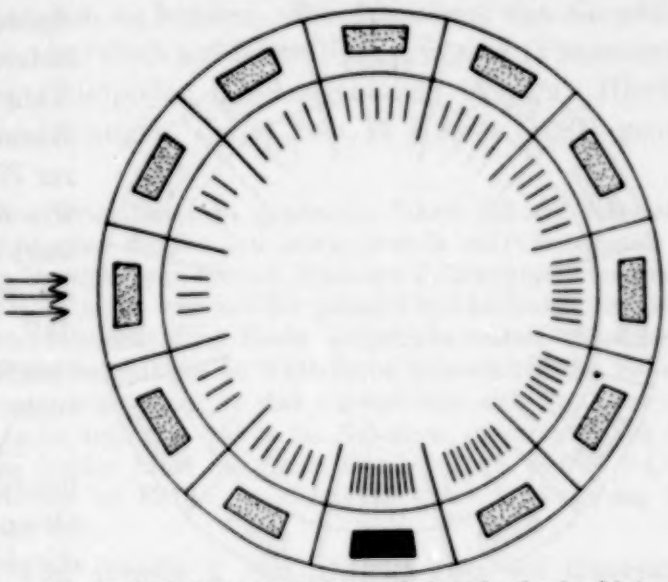

Abb. 3. Verhalten von acht nacheinander beobachteten *Lithobius* bei seitlichem Lichteinfall. Nahrungsstück: schwarzer Fleck. Lichtquelle (Pfeile) seitlich im rechten Winkel zum Nahrungsstück. —— 10 Durchbruchsversuche

Lithobius lief meistens die Maschendrahtwände der einzelnen Kammern ab und verweilte verschieden lange vor diesen, durchschnittlich am längsten aber vor der Fleischkammer. Sehr häufig versuchte er auch, sich unter der bedeckenden Glasplatte hindurchzuzwängen, und zwar vornehmlich an der Stelle der Fleischkammer. Auch unternahm er gerade hier sehr viele vergebliche Versuche, mit Hilfe der Kieferfüße und Mundwerkzeuge das Drahtgitter zu zerstören. Dadurch waren die Gesamtzeiten der Aufenthalte des Versuchstieres vor dem Nahrungsstück erheblich länger als vor den einzelnen übrigen Kammern.

Abb. 4. Lichtquelle (Pfeile) hinter dem Nahrungsstück. (Sonst wie bei Abb. 3)

Abb. 5. Lichtquelle auf der dem Nahrungsstück gegenüberliegenden Seite. (Sonst wie bei Abb. 3)

Bei neun verschiedenen Versuchstieren registrierte ich insgesamt 8152 sec Verweildauer vor den 12 verschiedenen Kammern. Hiervon entfielen 2392 sec auf die das Nahrungsstück enthaltende Kammer (Abb. 2). Da letzterer Wert über dreimal so groß wie der errechenbare Zufallswert ist, kann dieses Ergebnis als gesichert gelten; es zeigt, daß *Lithobius* bei der Nahrungssuche stark von olfaktorischen Reizen geleitet wird.

Um den Einfluß der Belichtung auf die olfaktorische Orientierung zu prüfen, wurde die gleiche Versuchsanordnung von der Seite her beleuchtet, und zwar befand sich die Lichtquelle (60 Watt) 20 cm neben dem Versuchsgefäß so, daß der Schatten der Gefäßaußenwand nicht bis in die Innenarena reichte. Bei den jetzt folgenden Experimenten

notierte ich nicht die Aufenthalts*dauer*, sondern *zählte* jeweils die Versuche der Tiere, die Drahtwände zu übersteigen bzw. durchzubeißen. Befand sich das Fleischstück in einer Kammer, die im Winkel von 90° zur Lichtquelle lag, so waren die Durchbruchsversuche der Tiere durch den Draht hier weitaus am häufigsten. Am seltensten versuchten die Tiere in die dem Licht zugekehrte Kammer einzudringen (Abb. 3). Wenn das Fleisch in der der Lichtquelle zugekehrten Kammer lag, dann stieg die Anzahl der Eindringversuche trotz des Lichtes hier derart an, daß die Zahlen für alle Kammern ungefähr gleich hoch waren (Abb. 4). Die relativ höchste Zahl von Eindringversuchen erhielt ich, wenn ich das Fleischstück in die dem Licht abgewandte Kammer legte (Abb. 5). Hier summierten sich der olfaktorische Reiz mit dem negativ-phototaktischen Verhalten von *Lithobius*. Alle diese Versuche lehren, daß *Lithobius* seine Nahrung vornehmlich mit Hilfe des Geruchsinnes auffindet.

Die Lichtsinnesleistungen von *Lithobius*

a) Phototaxis. Untersuchungen von F. Plateau (1886), K. Verhoeff (1925), K. Klein (1934), J. Scharmer (1935), K. Bauer (1955) und P. Görner (1959) hatten ergeben, daß die Chilopoden *Lithobius forficatus*, *Geophilus longicornis*, *Cryptops hortensis* und *Cryptops punctatus* negativ phototaktisch reagieren. Nur J.-M. Demange (1955) meinte, bei *Lithobius piceus* nicht von negativer oder positiver Phototaxis sprechen zu können. Mit Ausnahme von *Geophilus longicornis*, der blind ist, aber doch auf Bestrahlung reagiert (Verhoeff), haben die untersuchten Chilopoden gut ausgebildete Ocellen. Hierbei handelt es sich um Grubenaugen, deren Bau R. Hesse (1901) genau beschrieben hat.

Um exakte quantitative Grundlagen zu gewinnen, führte ich die folgenden Versuche mit *Lithobius forficatus* durch. Ich setzte jeweils ein Versuchstier in eine Petrischale von 15 cm Durchmesser, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegt und durch eine Glasplatte abgedeckt war, auf der parallel in Abständen von 3 cm schwarze Papierstreifen von ebenfalls 3 cm Breite aufgeklebt waren. Eine senkrecht darüber in 60 cm Höhe befindliche 60 Watt-Birne beleuchtete die Schale. In Abständen von 5 min registrierte ich, ob das Versuchstier sich in einem der Schattenstreifen oder im Licht aufhielt. Saß es im Schatten, so verschob ich die Glasplatte so weit, daß das direkte Licht das ganze Tier beschien. Saß es bei der Notierung des Aufenthaltsortes im Hellen, so nahm ich keine Veränderung der Licht-Schatten-Verhältnisse vor.

Bei 20 Versuchen von jeweils 1 Std Dauer, also bei insgesamt 240 Registrierungen, lagen 84% aller beobachteten Aufenthaltsorte im Schatten. Es darf dieses Ergebnis als weiterer Beweis für die negative Phototaxis bei *Lithobius forficatus* gelten.

Ferner legte ich eine Petrischale von 19 cm Durchmesser zur einen Hälfte mit weißem, zur anderen mit schwarzem Papier aus. Jeweils ein Versuchstier wurde

in die Schale gesetzt und in Abständen von 5 min sein Aufenthaltsort notiert. Beobachtet wurden 20 Tiere. Nur der Aufenthaltsort des zur Ruhe gekommenen *Lithobius* wurde registriert. Nach der einzelnen Beobachtung wurde das Tier durch leichtes Anblasen wieder zum Laufen genötigt.

Von den 240 Aufenthalten entfielen 187, also 77%, auf den schwarzen Teil des Untergrundes. Um etwaige olfaktorische Fehlerquellen durch das verschiedene Papier des Untergrundes aufzudecken, führte ich an 10 Tieren Kontrollversuche in der Dunkelkammer durch. In Abständen von 5 min stellte ich mit kurz aufleuchtender Taschenlampe den Aufenthaltsort fest. Von den 120 Aufenthalten lagen 51 (= 42,5%) auf dem schwarzen Papier, 69 auf dem weißen. Geruchlich übte das Papier also offenbar keinen Einfluß aus.

b) Optomotorik. SCHARMER (1935) hatte festgestellt, daß *Lithobius forficatus* in einem T-Rohr positiv auf langwelliges Licht reagierte. Das läßt auf ein Farbsehen in einem Wellenlängenbereich schließen, der uns rot erscheint. Um dies nachzuprüfen, führte ich Versuche mit einer optomotorischen Trommel durch, in der Rot gegen Graustufen geboten wurde. Das machte wiederum Vorversuche mit einer Schwarzweiß-Trommel nötig, bei denen überhaupt erst einmal die optomotorischen Reaktionen von *Lithobius* geprüft werden sollten.

Ich hängte einen Glastopf von 9 cm Durchmesser, in dem sich das Versuchstier befand, in den Innenraum einer optomotorischen Trommel von 22 cm Durchmesser (Höhe 34,5 cm) mit äquidistanten Schwarz-Weiß-Streifen von 5 cm Breite. Beleuchtet wurde mit einer 15 Watt-Birne, die sich senkrecht über dem Glastopf innerhalb dessen Aufhängevorrichtung befand, so daß durch letztere keine Schatten geworfen werden konnten. An der Glühbirne war unten mit einer Federklammer ein Pappscheibchen von 4 cm Durchmesser befestigt, das den Boden des Glasgefäßes und somit das Versuchstier vor direkten Lichtstrahlen schützte. Da ich bei langsamem Drehen der Trommel mit der Hand nur in einzelnen Fällen eine Wendung des Kopfes des ruhenden Versuchstieres in der Drehrichtung beobachten konnte, schloß ich darauf die Achse der Drehtrommel mittels eines Transmissionsriemens an die Antriebsachse eines Kymographions an, auf der ich ein hölzernes Übersetzungsrad befestigt hatte. Die Drehgeschwindigkeit der Trommel betrug nun 12,5 sec für eine Umdrehung. Das Verhalten des Versuchstieres notierte ich laufend, indem ich jede Sekunde ein der Reaktion entsprechendes Zeichen notierte.

Insgesamt ergab sich bei 16770 Einzelnotierungen an über 20 untersuchten Tieren eine schwache Bevorzugung des Laufens in der Drehrichtung der Trommel (55,5% der gesamten Laufzeiten). Berücksichtigt man nur die *Anzahl* der einzelnen Richtungsänderungen während des Laufens, so ergibt sich 65,9% für das Mitlaufen in der Drehrichtung. Dieser Wert ist signifikant. Die Richtung still sitzender Tiere blieb in dieser Berechnung unberücksichtigt.

Wenn der optomotorische Effekt insgesamt auch nicht sehr groß war, so führte ich doch noch Untersuchungen mit einer Farbtrommel durch, wie sie in ähnlicher Weise zur Prüfung des Farbensinnes anderer Arthropoden C. SCHLIEPER (1926, 1927), A. SCHLEGTENDAHL (1934), I. MOLLER-RACKE (1952) und andere verwendet hatten. Als Rot wählte ich einen Farbton, der fast genau dem „Rot 7 pa" nach W. OSTWALD entsprach (G. STÆLLER u. G. OSTWALD 1939). Die Farbtrommel

zeigte 4,5 cm breite Streifen mit Zwischenräumen von ebenfalls 4,5 cm (Durchmesser 15 cm, Höhe 19 cm). Sie wurde in der oben beschriebenen optomotorischen Trommel so aufgehängt, daß sich ihre Farbstreifen zwischen dem Versuchstier und der schwarz-weiß gestreiften Trommelwand befanden.

Durch Einsetzen von verschieden breiten weißen bzw. schwarzen Papierstreifen in die äußere Trommel konnte ich die Weiß- und Schwarzanteile beliebig verändern. Zur Erzeugung des grauen Hintergrundes schloß ich die Trommel mittels Transmission an einen Elektromotor an. Versuche, die ich hierbei ohne Farbtrommel durchgeführt hatte, hatten den Schluß zugelassen, daß bei der verwendeten hohen Drehgeschwindigkeit der Trommel (340 Umdrehungen pro Minute) die Verschmelzungsfrequenz überschritten war.

In der roten Farbtrommel prüfte ich dann nacheinander 10 Tiere bei einem Hintergrund von 0—100% Weißgehalt. Wenn die Lauf*zeiten* berücksichtigt wurden, ergab sich bei diesen Versuchen keine Bevorzugung einer Laufrichtung. Während eines großen Teiles ihrer Aufenthaltszeit innerhalb der Trommel zeigten die Tiere überhaupt keine Reaktion, sondern verharrten auf einer Stelle. Wenn die Tiere liefen, änderten sie ihre Richtung relativ selten. Der Einfluß der Streifen war also sehr gering. Vergleicht man jedoch die *Anzahl* der in den beiden Richtungen vorkommenden Läufe, so ergibt sich allerdings eine geringe Bevorzugung der Läufe in der Drehrichtung. Diese Bevorzugung nimmt einerseits zu bei starkem Schwarzgehalt, andererseits bei starkem Weißgehalt. Sie wird am größten (66,6%) bei rein weißem Hintergrund (Abb. 6). Dieser höchste Wert ist statistisch gesichert.

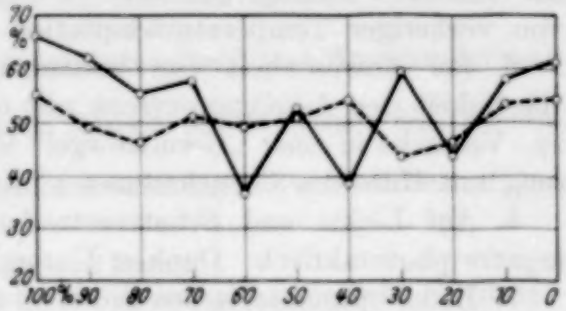

Abb. 6. Reaktionen von Lithobius in der optomotorischen Farbtrommel. Abszisse: Weißprozente, Ordinate: Prozentsatz der positiven Reaktionen. ---- Dauer der positiven Reaktionen; ——— Anzahl der positiven Reaktionen

Insgesamt bestätigen die Versuche zunächst die bereits bekannte negative Phototaxis bzw. positive Skototaxis von *Lithobius forficatus*. In der langsam bewegten optomotorischen Trommel äußert sich diese in einem geringen Überwiegen des Mitlaufens in der Drehrichtung als einem Anlaufen des „bewegten Dunklen". Eine Reaktion auf „Rot" ließ sich durch optomotorische Versuche nicht beweisen. Das geringe Ansteigen der Zahl der positiven Läufe bei starker Zunahme des Schwarz- oder Weißgehaltes kann auf ein Anlaufen des Dunklen zurückgeführt werden.

Zusammenfassung

1. Es wurden Reaktionen auf Schallreize bei den Diplopoden *Glomeris marginata*, *Polydesmus angustus*, *Cylindroiulus teutonicus* und *Schizophyllum sabulosum* bei Frequenzen zwischen 100 und 2000 Hz nachgewiesen.

2. Durch Versuche mit *Lithobius forficatus* wurde wahrscheinlich gemacht, daß für die Schallperception neben dem Tömösvaryschen Organ eine unversehrte Kopfoberseite von Bedeutung ist.

3. Durch direkte Beobachtung und mit Hilfe einer treppenartigen Versuchsanordnung wurde erwiesen, daß *Lithobius* beim Aufsuchen der Verstecke nicht nur von negativer Phototaxis, sondern auch von positiver Thigmotaxis geleitet wird. In geringerem Maße ist hierbei auch noch eine Hydrophilie beteiligt.

4. In der Temperaturorgel wurden für *Lithobius* unterschiedliche Vorzugstemperaturen bei trockenem und feuchtem Untergrund festgestellt. Für *Geophilus longicornis* wurde die Vorzugstemperatur lediglich bei feuchter Unterlage gemessen. Die Werte zeigten eine Abhängigkeit von vorheriger Temperaturadaptation.

5. Bei Anwesenheit von bestimmten Geruchsstoffen nimmt die Häufigkeit des Antennenputzens mit der Konzentration dieser Stoffe zu. Versuche in einer „Geruchsorgel" lehrten, daß *Lithobius* seine Nahrung mit Hilfe des Geruchssinnes auffindet.

6. Auf Licht- und Schattenstreifen reagierte *Lithobius* eindeutig negativ phototaktisch. Dunkler Untergrund wurde stets bevorzugt.

7. In der optomotorischen Trommel zeigte *Lithobius* schwach positive Reaktionen auf langsam bewegte Schwarz-Weiß-Streifen. Die Reaktion unterblieb, wenn sich rote Streifen gegen einen grauen Hintergrund von etwa gleicher Helligkeitsstufe bewegten.

Literatur

BAUER, K.: Sinnesökologische Untersuchungen an *Lithobius forficatus*. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **65**, 267—300 (1955).

DEMANGE, J.-M.: Contribution a l'étude de la biologie, en captivite, de *Lithobius gracilitarsus* BRÖL. Bull. Mus. nat. Hist. natur. **27** (1955).

FRIEDEL, H.: Ökologische und physiologische Untersuchungen an *Scutigerella immaculata*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **10**, 738—797 (1928).

FUHRMANN, H.: Beitrag zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Tracheaten. I. Die antennalen Sinnesorgane der Myriapoden. Z. wiss. Zool. **119**, 1—52 (1922).

GÖRNER, P.: Optische Orientierungsreaktionen bei Chilopoden. Z. vergl. Physiol. **42**, 1—5 (1959).

HENNINGS, C.: Zur Biologie der Myriapoden II. Geruch und Geruchsorgane der Myriapoden. Biol. Zbl. **16**, 251—283 (1904).

— Das Tömösvarysche Organ der Myriapoden. II. Z. wiss. Zool. **80**, 576—641 (1906).

HESSE, R.: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropoden-Augen. Z. wiss. Zool. **70**, 347—473 (1901).

KLEIN, K.: Über die Helligkeitsreaktionen einiger Arthropoden. Z. wiss. Zool. **145**, 1—38 (1934).

MESKE, CH.: Schallreaktionen von *Lithobius forficatus* L. (Chilopoden). Z. vergl. Physiol. **43**, 526—530 (1960).

MOLLER-RACKE, I.: Farbensinn und Farbenblindheit bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **63**, 237—274 (1952).

Pflugfelder, O.: Über den feineren Bau der Schläfenorgane der Myriapoden. Z. wiss. Zool. **143**, 127—155 (1933).

Plateau, F.: Recherches sur la perception de la lumiere par les Chilopodes aveugles. J. Anat. Physiol. (Paris) **22** (1886).

Scharmer, J.: Die Bedeutung der Rechts-Links-Struktur und die Orientierung bei *Lithobius forficatus*. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **54**, 459—506 (1935).

Schlegtendal, A.: Beitrag zum Farbensinn der Arthropoden. Z. vergl. Physiol. **20**, 545—581 (1934).

Schlieper, C.: Der Farbensinn von *Hyppolyte*, zugleich ein Beitrag zum Bewegungssehen der Krebse. Verh. dtsch. zool. Ges. **31**, 188—193 (1926).

— Farbensinn der Tiere und optomotorische Reaktionen. Z. vergl. Physiol. **6**, 453—472 (1927).

Schmidt, G.: Der Einfluß des Wasserhaushaltes und Stoffwechsels auf die Vorzugstemperatur von Insekten. Biol. Zbl. **75**, 178—205 (1956).

Simon, H.-J.: Zur Ernährungsbiologie von *Lithobius forficatus*. Zool. Anz. **164**, 19—26 (1960).

Streller, G., u. G. Ostwald: Die kleine Farbmeßtafel nach Wilhelm Ostwald. Göttingen 1939.

Verhoeff, K.: Chilopoda. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1925.

— Diplopoda. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1928.

Dr. Christoph Meske,
Hygiene-Institut der Universität Bonn, Medizinisch-parasitologische Abteilung,
Bonn-Venusberg

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 78—81 (1961)

From the Department of Zoology, Cairo University, Guiza, Egypt.

THE STORAGE OF EXTRA WATER BY VARIOUS TISSUES OF *UROMASTYX AEGYPTIA* (FORSKAL)

By

FOUAD KHALIL and GUIRGUIS ABDEL-MESSEIH

With 1 Figure in the Text

(Received July 12, 1961)

Introduction

It is well known that desert animals suffer so much from scarcity of water. Therefore, it is of interest to see how far the body of a desert animal is affected if exposed to experimental conditions of water excess. In a previous study on Varanus griseus (KHALIL and ABDEL-MESSEIH 1959b), it was pointed out that under conditions of water excess the body can retain extra water amounting to 15% of its body weight in its tissues. The present work was carried out on *Uromastyx aegyptia* to find out the changes in the water content of its tissues which result from the intraperitoneal injections of distilled water and of reptilian saline solution in experimental animals. Similar experiments were undertaken on young animals for comparison.

Material and Technique

The animal employed in the present work was the desert lacertilian *Uromastyx aegyptia* (Forskal). Killing of animal, sampling and dehydration of tissues were carried out as in earlier work (KHALIL and ABDEL-MESSEIH 1959a). Intraperitoneal injections of distilled water and of reptilian saline solution (ABDEL-MALEK 1948) were used to establish conditions of water excess (HART and ESSEX 1942). Injections of saline or water were given in doses corresponding to 1% of the body weight—a dose which was found not to induce diuresis—once every three days. Animals were left for few days after the last injection to assure complete absorption of water, then they were sacrificed. Control animals were taken always from the same batch of experimental animals collected at the same season and from the same locality.

Results and Discussion

Intraperitoneal injections of reptilian physiological saline solution and of distilled water were found to cause an increase in the water content of most of the tissues of the body (Table 1). This indicates that retention of water, under conditions of water excess, may occur in this lizard. In case of saline injections the increase in the water content of most of the tissues was higher than in water injections. This may indicate that in case of saline injections, the tissues are able to

retain a greater part of this solution. Although the percentage of increase in the water content of the liver and skeletal muscles, under conditions of water excess, is of the same range as other tissues, yet taking into consideration that these two organs represent together more than half of the weight of the body, makes one inclined to look upon these two organs as the most important depots of water in the body of Uromastyx. This result partially agrees with the findings of ENGELS (1904), HALDANE and PRIESTLEY (1916), UNDERHILL and FISK (1930), HELLER and SMIRK (1932), ADOLPH (1943), BENJAMIN (1946) and KHALIL and ABDEL-MESSEIH (1959-b). Moreover, there is, in Uromastyx, a pair of special sacs in the posterior part of the peritoneal cavity which sometimes have fat deposited in the cells of their inner walls. These sacs were usually prominent during the period from September to February, when the animal is in its lowest activity, while they usually become rather rudimentary during other monthes of the year. In the former case, these sacs were found to contain some fluid. Moreover, the water content of such sacs was found to increase considerably under conditions of water excess (Table 1). Therefore, one may assume that these sacs serve as well as depots of water.

Table. *Increase in percentage content of water of tissues of Uromastyx when injected with saline or distilled water corresponding to 1% of body weight, once every three days, for 10 injections*

	Average of increase in percentage content of water of tissues in:		
	Adult animals[1] injected with		Young animals[1] injected with dist. water
	saline	distilled water	
Stomach	1.5	0.5	5.4
Caecum	8.8	5.2	4.2
Rectum	5.2	3.0	1.6
Cloaca	4.1	1.9	3.1
Liver	6.1	3.2	6.5
Kidney	1.2	1.6	2.6
Lung	1.6	0	1.1
Muscles of leg	4.1	3.6	5.1
Muscles of tail	3.9	3.5	2.1
Brain	0	0	0.7
Skin	1.5	0	0.5
Peritoneal sacs	40.0	37.6	—
Bone with marrow	9.1	4.2	9.4
Blood	3.3	3.0	—

[1] Each experiment was carried out on four animals and an average of the results is shown in table.

Among the examined tissues of Uromastyx, the brain shows a very slight variation in its water content under conditions of water excess (Table 1). This agrees with the findings of KHALIL and ABDEL-MESSEIH (1959-b).

The increase in the water content of the tissues, through saline injections, depends not only on the type of the tissue but also on the total amount of injected saline (Fig. 1). In nearly all the tissues of the body of injected animals, with the exception of the stomach and skin,

the water content increases with the increase in the amount of injected saline till it reaches a maximum value, then it gradually decreases. This maximal capacity for retaining extra water varies from one tissue to the other. Further details about this point will be published soon. No definite explanation can be given at present for the exceptional behavior of stomach and skin.

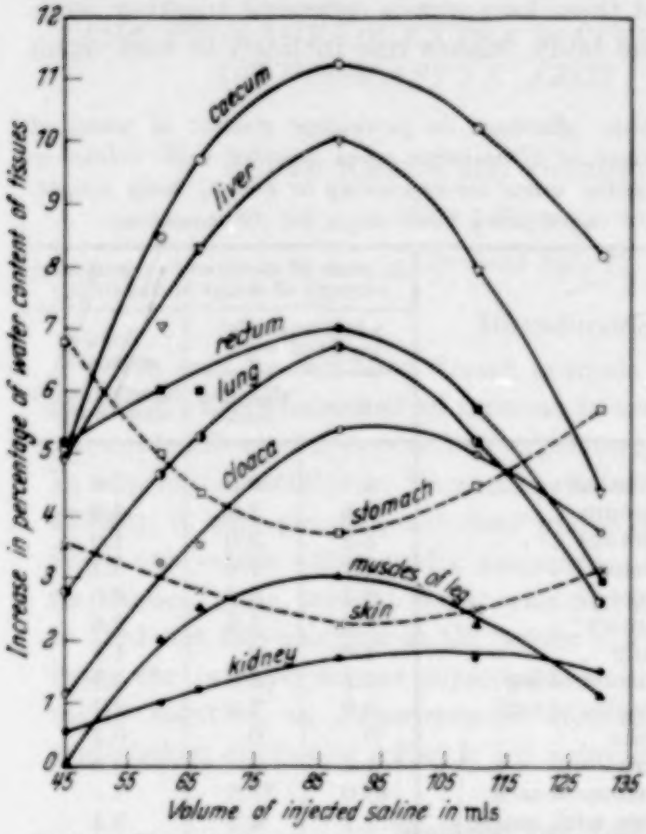

Fig. 1. The relation between the total amount of injected saline solution and the increase in the percentage of water content of tissues of *Uromastyx aegyptia*

As regards the young animals, it was observed that intraperitoneal injections of distilled water cause an increase in the water content of all the tissues (Table). The relative dilution of the different tissues in young animals is higher than the corresponding value in adult animals. This may indicate that tissues of young animals are more able to retain water than those of adults. This ability to retain extra water may possibly explain the fact mentioned by LEDERER (1914). WINTERSTEIN (1925), VOIT (1929), ADOLPH (1933) and KHALIL and ADBEL-MESSEIH (1954) that tissues of young animals contain higher water content than adult animals.

Summary

1. Retention of extra water by the tissues occurs under conditions of water excess.

2. Tissues are more able to retain extra water from saline injections than from distilled water injections.

3. The most suitable depots of water in the body were found to be the liver, skeletal muscles and peritoneal sacs.

4. The amount of extra water retained within the tissues differs according to the type of the tissue and to the total amount of injected saline.

5. Tissues of young animals are more able to retain extra amounts of water than those of adult animals.

Literature cited

Abdel-Malek, S. R.: Anatomical and physiological studies on the innervation of the heart of *Uromastyx aegyptia* (Forskal). M. Sc. Thesis Faculty of Science, Cairo 1948.

Adolph, E. F.: The metabolism and distribution of water in body and tissues. Physiol. Rev. **13**, 336 (1933).

— Physiological regulations. Lancaster: Jaques Cattel Press 1943.

Benjamin de Boer: The distribution of water and fat in the skin and muscles of the dog during chronic and acute dehydration. Amer. J. Physiol. **147**, 49 (1946).

Engels, W.: Die Bedeutung der Gewebe als Wasserdepots. Naunyn-Schmiedeberg's Arch. exp. Path. Pharmak. **51**, 346 (1904).

Haldane, J. S., and J. G. Priestley: The regulation of excretion of water by the kidneys. J. Physiol. (Lond.) **50**, 296 (1916).

Hart, W. M., and H. E. Essex: Water metabolism of the chicken *(Gallus domesticus)* with special reference to the role of the cloaca. Amer. J. Physiol. **136**, 657 (1942).

Heller, H., and F. H. Smirk: Studies concerning the alimentary absorption of water and tissue hydration in relation to diuresis. J. Physiol. (Lond.) **76**, 1 (1932).

Khalil, F., and G. Abdel-Messeih: Water content of tissues of some desert reptiles and mammals. J. exp. Zool. **125**, 407 (1954).

— — Water, nitrogen and lipides content of tissues of *Varanus griseus*, Daud. Z. vergl. Physiol. **42**, 403 (1959a).

— — The storage of extra water by various tissues of *Varanus griseus*, Daud. Z. vergl. Physiol. **42**, 415 (1959b).

Lederer, R.: Die Bedeutung des Wassers für Konstitution und Ernährung. Z. Kinderheilk. **10**, 365 (1914).

Underhill, F. P., and M. E. Fisk: Studies on the mechanism of water exchange in the animal organism. (I) Amer. J. Physiol. **95**, 348 (1930); — (II) Amer. J. Physiol. **95**, 364 (1930).

Voit, E.: Die Zusammensetzung von Organen in dem Gesamtkörper bei Homoiothermen und Poikilothermen. Z. Biol. **89**, 114 (1929).

Winterstein, H.: Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 1, S. 8—22. Jena: Gustav Fischer 1925.

Prof. Dr. Fouad Khalil, Department of Zoology, Faculty of Science, Cairo University, Guiza (Egypt.)

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 82—87 (1961)

From the Department of Zoology, Cairo University, Guiza (Egypt.)

EFFECT OF WATER DEFICIT AND WATER EXCESS ON THE COMPOSITION OF BLOOD OF *VARANUS GRISEUS* DAUD

By

Fouad Khalil and Guirguis Abdel-Messeih

(Received July 12, 1961)

Introduction

Studies on the effect of starvation and hydration on the water content of tissues of Varanus were previously undertaken (Khalil and Abdel-Messeih 1959a and b). It was pointed out that some tissues as brain, spinal cord, heart and lungs show no change in their water content under both conditions of water deficit and water excess. On the other hand, muscles, liver and blood showed an increase in their content of water as a result of hydration attained by intraperitoneal injections of distilled water. The present work was undertaken to show the effect of starvation and hydration on the composition of blood of Varanus and to study the possible role played by blood proteins in the distribution of water between blood and tissues.

Material and Technique

Total serum proteins, albumin and globulin fractions were determined by micro-Kjeldahl method using a solution of 2% boric acid with a mixture of bromocresol green and methyl red as indicator (Sobel et al. 1944). The haemoglobin of blood was determined by the Sahli haemoglobinometer. Water content of blood and plasma was estimated by dehydration at 103° C ± 1° C. Conditions of water deficit were obtained by keeping the animals without food or drink for variable periods. Hydration was attained by injecting animals with variable amounts of distilled water intraperitoneally.

Results and Discussion

Deprivation of water and food was found to cause — in case of Varanus — concentration in the blood as indicated by an increase in the haematocrite value and a decrease in the water content of the blood (Table 1). Similar findings were observed in cats by Caldwell (1931) and in man by Aldridge (1941), Noah (1943), Lyons et al. (1944) and Henschel (1947). On the other hand, Usul (1931) found that starvation has no effect on water content of blood of rabbits. Heller (1949) also found that withdrawal of fluid and food from adult rats for 24 hours failed to produce significant changes in the water content of the plasma and in the haematocrite value.

Table 1. *Effect of starvation on composition of blood of Varanus*

	Control (average of data of 5 animals)	Starving animals, examined after:				
		one month	two months	three months	four months	five months
Haemoglobin in g/100 ml blood	6.0	5.2	5.2	5.9	5.5	5.6
Haematocrite value, % of corpuscles	27	28	26	32	34	36
Total serum proteins in g/100 ml blood	6.01	7.62	7.77	6.57	7.41	7.66
Serum albumin in g/100 ml blood	2.28	2.13	2.09	2.26	2.02	1.97
Serum globulin in g/100 ml blood	3.73	5.49	5.68	4.31	5.39	5.69
Albumin: globulin ratio	0.61	0.39	0.37	0.52	0.37	0.34
% of water of whole blood	86.8	82.6	83.5	83.5	83.3	82.4
% of water of plasma	93.1	90.2	90.7	92.0	91.7	91.1

Moreover, starvation in Varanus leads to a big increase in globulin fraction and a slight decrease in albumin fraction with a net increase of total serum proteins amounting to about 25% (Table 1). The change in the concentration of albumin and globulin leads to a reduction in the albumin : globulin ratio to a value of 0.34 as compared to 0.61 of normal animals. CUTTING and CUTTER (1935) and ASHER and HORACE (1939) recorded similar findings on rats, ALDRIDGE (1941) and LYONS et al. (1944) came to concordant results on human subjects. The decrease in the albumin fraction seems to cause lowering of the colloidal osmotic pressure of the blood and thus allows passage of water from blood to tissues. This explains the constancy or the very slight variations in the water content of the tissues during starvation (KHALIL and ABDEL-MESSEIH (1959a).

Changes in the composition of blood of Varanus, when excess of water is injected to the body, included reduction in haemoglobin concentration, in haematocrite value, in total serum protein concentration and in solid residue of whole blood (Tables 2 and 3). All these observations indicate collectively a dilution of the blood under conditions of water excess. Similar findings were recorded in frogs by DURIG (1901), OTT (1924), IIZUKA (1926) and ADOLPH (1943); in rabbits by SMIRK (1932); in dogs by GREENE and ROWNTREE (1927) and in man by MARGARIA (1930), PELLERGINI (1931), FARKAS (1932), SMIRK (1933) and ADOLPH (1943). It is worth pointing out that the increase in the amount of water of the blood under conditions of water excess in case of Varanus lasted up to the seventh day after injecting, a period which was considered as ample enough for the animal to reach a stable state. If this assumption is true, it indicates that Varanus in presence of water excess, retains a part of that water in blood. In that respect Varanus differs from mammals where the increase in water content of

Table 2. *Effect of water excess (5% of body weight) on the composition of blood of Varanus when examined after variable periods of absorption*

	Control (average of data of 5 animals)	Injected animals (average of data of two animals in each experiment)						
Period of absorption	—	3 Hours	12 Hours	24 Hours	36 Hours	48 Hours	4 Days	7 Days
Haemoglobin in g/100 ml . . .	6.7	6.65	6.65	5.6	4.2	5.4	6.0	6.2
Haematocrite value	36	33.5	33	30.5	19	30	30	30
Total serum proteins in g/100 ml blood	6.68	6.6	5.51	5.3	5.06	4.63	6.92	5.99
Serum albumin in g/100 ml blood	2.31	2.99	2.0	1.99	1.61	1.84	2.03	2.23
Serum globulin in g/100 ml blood	4.37	3.61	3.51	3.31	3.45	2.79	4.89	3.76
Albumin : Globulin	0.53	0.83	0.57	0.60	0.46	0.65	0.41	0.59
% of water of whole blood .	82.7	83.8	83.5	84.6	86.8	85.3	84.5	81.9
% of water of plasma . . .	91.5	92.3	92.8	92.9	93.9	93.1	92.5	90.9

Table 3. *Effect of injecting variable amounts of water on composition of blood of Varanus when examined after 7 days of injecting water*

	Control (average of data of 5animals)	Injected animals (average of data of two animals in each experiment)							
Amount of injected water in % of body weight	—	5	7.5	10	12.5	15	17.5	20	22.5
Haemoglobin in g/100 ml . . .	6.8	6.2	6.1	5.0	4.6	4.3	2.2	4.8	4.9
Haematocrite value	33	30	28	26	22	20	11	25	25
Total serum proteins in g/100 ml . . .	5.98	5.28	5.16	4.95	5.05	4.81	4.07	4.86	5.10
Serum albumin in g/100 ml . .	2.29	2.02	1.96	1.83	1.81	1.43	1.08	1.01	1.71
Serum globulin in g/100 ml . .	3.69	3.26	3.20	3.12	3.24	3.38	2.99	3.85	3.39
Albumin : Globulin	0.62	0.62	0.61	0.58	0.55	0.42	0.36	0.26	0.50
% of water of whole blood . .	82.9	84.9	85.0	84.6	84.9	86.2	90.6	87.4	86.3
% of water of plasma . . .	91.1	90.9	91.3	91.2	91.4	93.3	95.4	94.0	93.1

blood under similar conditions is temporary and may last for few hours only. Such retention of water by blood of Varanus, seems to be controlled by the blood proteins. It was observed, after three hours of injecting the animal with distilled water amounting to 5% of body weight, that there is a sudden rise in albumin : globulin ratio (0.83 as compared to 0.53 of control animals) (Table 2). This rise in albumin to globulin ratio was due to a decrease of globulin fraction and an increase in concentration of serum albumin. The latter increase induces high osmotic pressure in blood which helps the absorption of water from body cavity. Water passes gradually to blood and causes a gradual lowering of the concentration of its constituents which continues until a certain dilution is attained. From 12 hours after injecting till 48 hours, data indicate that a progressive decrease in the concentration of albumin begins to appear while the concentration of globulin remains more or less constant (Table 2). At the stage of 48 hours after injecting water, the maximum reduction in the concentration of serum proteins was attained indicating that most of the administered water had already been absorbed from the body cavity. That stage can be looked upon as the period of maximum water loading of the blood. This assumption is supported by the observed fall in both fractions of albumin and globulin at that stage. Such fall in the concentration of serum proteins would admit the passage of water from blood to tissues. Then a rise in the albumin and globulin fractions is reestablished by elapse of time of 7 days (Table 2).

When amounts of injected water were increased from 5% of body weight up to $22^1/_2$% of body weight, it was observed that after 7 days of absorption, the degree of dilution of blood varies according to the amount of injected water (Table 3). The maximal dilution of blood was obtained when the animal was injected with water amounting to $17^1/_2$% of body weight. This dose of injected water reduces the percentage of haemoglobin and haematocrite value up to $^1/_3$ of the value of control animals. After 7 days of injecting water that corresponding to $17^1/_2$% of body weight, the concentration of total serum proteins falls from 6.0 g/100 ml blood (in control) to 4.1 g/100 ml blood and the water content of blood increased by an extra 7.5%. When bigger doses of water were injected (20 and $22^1/_2$% of body weight), a gradual rise in the concentration of serum proteins was observed accompanied by an increase in the haemoglobin content, in the haematocrite value and a decrease in the water content of blood. This indicate that the animal when injected with water amounting to 20 and $22^1/_2$% of body weight, the blood retains a part of such amounts (as shown in Table 3) admits the passage of another part to the tissues and a part is excreted as urine (Khalil and Abdel-Messeih 1959b).

Therefore, one may conclude that a fall in the albumin fraction was observed as result of starvation as well as of water excess. Such fall in the concentration of the albumin may cause the lowering of osmotic pressure of blood to a value that admits the passage of water under conditions of water deficit and water excess to tissues. Thus it looks as if the albumin is the fraction of proteins which is responsible for the control of passage of water from blood to tissues under both conditions of water excess and water deficit. This may explain the observed constancy of water content of tissues during starvation and the increase in the water content of tissues under conditions of water excess recorded by KHALIL and ABDEL-MESSEIH (1959a and b).

Summary

1. Starvation causes concentration of blood of Varanus as indicated by increase in haematocrite value, in serum protein concentration and in solid residue and by a reduction in the albumin fraction followed by a reduction in the albumin : globulin ratio.

2. Intraperitoneal injections of distilled water induces dilution of all blood constituents which varies according to the amount of injected water and to the time of its absorption.

3. Retention of extra water by blood is controlled by the concentration of blood proteins.

4. Starvation as well as hydration, cause reduction in the albumin fraction followed by a reduction in the albumin : globulin ratio. As a result of that, the osmotic pressure of blood falls and this helps the passage of water from blood to tissues.

Literature cited

ADOLPH, E. F.: Physiological Regulations. Lancaster: Jaques Cattel Press 1943.

ALDRIDGE, A. G. V.: The changes in the blood produced by dehydration in infancy. Arch. Dis. Childh. **16**, 81 (1941).

ASHER, D. W., and HORACE L. HODES: Studies in experimental dehydration. Amer. J. med. Technol. **5**, 216 (1939).

CALDWELL, G. T.: Studies in the water metabolism of the cat. The influence of dehydration on blood concentration, thermoregulation and metabolic water production. Physiol. Zool. **4**, 324 (1931).

CUTTING, W. C., and R. D. CUTTER: Total plasma proteins in normal and fasting rats. Amer. J. Physiol. **113**, 150 (1935).

DURIG, A.: Wassergehalt und Organfunktion. Erste Mitth. Arch. f. d. ges. Physiol. **85**, 401 (1901).

FARKAS, G. v.: Studien über Nierenphysiologie III . Osmotische Vorgänge zwischen Geweben, Blut und Nieren als Zügler der Nierentätigkeit. Pflügers Arch. ges. Physiol **230**, 792 (1932).

GREENE, C. H., and L. G. ROWNTREE: The effect of the experimental administration of excessive amounts of water. I. On the volume and concentration of the blood. II. On the non-protein constituents of the blood. Amer. J. Physiol. **80**, 209 (1927).

Heller, H.: Effects of dehydration on adult and newborn rats. J. Physiol. (Lond.) **108**, 303 (1949).

Henschel, A., H. L. Taylor, A. Keys and A. MacSturgeon: Blood and plasma changes in semi-starvation and subsequent rehabilitation. Fed. Proc. **6**, 129 (1947).

Iizuka, N.: Recherches sur la déhydration de la grenouille et son retentissement sur les échanges respiratoires. Ann. Physiol. Physicochim. biol. **2**, 310 (1926).

Khalil, F., and G. Abdel-Messeih: Effect of starvation on contents of water, nitrogen, and lipids of tissues of *Varanus griseus*, Daud. Z. vergl. Physiol. **42**, 410 (1959a).

— — The storage of extra water by various tissues of *Varanus griseus* Daud. Z. vergl. Physiol. **42**, 415 (1959b).

Lyons, R. H., S. D. Jacobson and N. L. Avery: The effect on the plasma volume of dehydration produced by a low salt diet and ammonium chlorides. Amer. Heart J. **27**, 353 (1944).

Margaria, R.: The vapour pressure of normal human blood. J. Physiol. (Lond.) **70**, 417 (1930).

Noah Morris: Dehydration. Lancet **245**, 91 (1943).

Ott, M. D.: Changes in the weights of the various organs and parts of the Leopard frog *(Rana pipiens)* at different stages of Inanition. Amer. J. Anat. **33**, 17 (1924).

Pellergini, G.: Sulla variazioni della masso del sangne provocate da introduzione enterale e parenterale di acqua sulla variazione dell'idremia e qui mezzi di determinazione di esse. Boll. Soc. med.-chir. Pavia **45**, 375 (1931).

Smirk, F. H.: Changes in the blood composition of unanaesthetized rabbits following the ingestion of water and saline. J. Physiol. (Lond.) **75**, 81 (1932).

— The effect of water drinking on the blood composition of human subjects in relation to diuresis. J. Physiol. (Lond.) **78**, 127 (1933).

Sobel, A. E., A. Margot Mayer and P. Sidney: A convenient titrimetric ultramicromethod for the estimation of urea and Kjeldahl-N. J. biol. Chem. **156**, 355 (1944).

Usui, T.: Experimentelle Untersuchung über den Wassergehalt des Blutes. Sci-i-Kai med. J. **50**, 1 (1933).

Prof. Dr. Fouad Khalil, Department of Zoology, Faculty of Science, Cairo University, Guiza (Egypt.)

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 45, 88—108 (1961)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ZUR ERNÄHRUNGSPHYSIOLOGIE DER APHIDEN

DIE AMINOSÄUREN UND ZUCKER IM SIEBRÖHRENSAFT EINIGER KRAUTGEWÄCHSARTEN UND IM HONIGTAU IHRER SCHMAROTZER

Von

MADELEINE VON DEHN

(Eingegangen am 30. Juni 1961)

Inhaltsübersicht

Seite

I. Einleitung und Literaturbesprechung 88
II. Material und Methoden 92
III. Die Gewinnung von Siebröhrensaft 93
IV. Ergebnisse 96
1. Der Siebröhrensaft 96
a) Die Geschwindigkeit des Saftstromes S. 96. — b) Dauer des Saftstromes S. 98. — c) Die Zusammensetzung des Saftes S. 99. — α) Die Zucker S. 99. — β) Die Aminosäuren S. 99.
2. Der Honigtau 101
a) Die Zucker S. 101. — b) Die Aminosäuren S. 102.
V. Schlußbetrachtung 104
Zusammenfassung der Ergebnisse 106
Literatur 107

I. Einleitung und Literaturbesprechung

Die Aphiden sind Pflanzenschmarotzer, die sich ausschließlich von Zellsaft ernähren. Aber nicht jede beliebige Zelle wird ausgesogen, sondern es besteht eine strenge Bindung an eine bestimmte Gewebeart. Danach lassen sich Phloemsauger und Parenchymsauger unterscheiden, deren Ernährungsbedingungen so verschieden sind wie die Pflanzengewebe, aus denen sie die Nahrung aufnehmen: Die Siebröhren sind stets saftgefüllt, der Inhalt einer Parenchymzelle aber ist bald erschöpft und die Zelle muß öfter gewechselt werden. Auch ist der Turgor der Siebröhren um ein Vielfaches höher als derjenige der Parenchymzellen und damit hängt ein auffallender Unterschied im Verhalten der Phloemsauger und der Parenchymsauger zusammen.

Von altersher kennt man den Honigtau, die zuckrigen, glänzend-klebrigen Überzüge auf Blättern und Nadeln, die von Bienen und anderen Insekten besucht werden. Die Herkunft des Honigtaus war lange ein Rätsel. Wegen seines hohen Zuckergehalts hat er bis in die jüngste Zeit als Saftausscheidung der Pflanzen gegolten und es hat vieler Mühe bedurft, seine tierische Herkunft zu erweisen. Honigtau wird ausschließlich

von den Phloemsaugern produziert. Beobachtet man eine Kolonie dieser Blattläuse, so kann man sehen, wie bald das eine, bald das andere der Tiere den Hinterleib hochstellt, um einen Tropfen klarer Flüssigkeit auszuspritzen; Adulte tuen es alle 20—30 min. Bei dieser Exkretproduktion muß täglich mehr als das Eigengewicht an Nahrung aufgenommen werden, was eine ganz außerordentliche Saugleistung erfordern würde, da der Nahrungsgang des Rüssels einen Durchmesser von etwa 1 μ hat.

Erst MITTLER (1953) hat entdeckt, daß der Saft nicht gesaugt, sondern durch den Turgor der Siebröhren durch den Rüssel gepreßt wird und zwar mit so großer Geschwindigkeit, daß er dem Tier buchstäblich in den Mund fließt. Nach seinen Berechnungen sind die Läuse überhaupt nicht imstande den Kapillarwiderstand des Rüssels zu überwinden. — Der Siebröhrensaft wird ebenso schnell wieder ausgeschieden wie er aufgenommen wurde; die Nahrung strömt während vieler Stunden, offenbar ohne Unterbrechung, durch den Darm, wobei weder die Fermente noch die Verdauungsprodukte ausgeschwemmt werden dürfen. Damit bieten sich bei den Phloemsaugern spezielle Probleme, die bei den Parenchymsaugern in dieser Art nicht bestehen.

Ernährungsphysiologische Fragen lassen sich bei den Aphiden nur durch den Vergleich der natürlichen Nahrung mit dem ausgeschiedenen Honigtau klären. Eine künstliche Ernährung, die wesentlich größere Möglichkeiten bieten würde, ist bisher bei den Phloemsaugern ausgeschlossen. Alle Versuche, die in dieser Richtung unternommen wurden, waren ein völliger, seit den Untersuchungen von MITTLER aber durchaus verständlicher Mißerfolg, da von der falschen Voraussetzung ausgegangen wurde, daß die Tiere zu einer ausreichenden Saugleistung imstande sind.

Mit der Ernährungsphysiologie der Aphiden haben sich MICHEL, LINDEMANN und MITTLER beschäftigt. Die Arbeiten von MICHEL und LINDEMANN liegen weiter zurück und fallen in eine Zeit, in der die Trennung von Zucker- und Aminosäuregemischen noch nicht möglich war. In ihren Untersuchungen ist daher die Gesamtmenge der N-Verbindungen bestimmt, und bei den Zuckern lediglich zwischen Saccharose und Invertzucker unterschieden worden. Der Eichensiebröhrensaft, den MICHEL (1942) analysiert hat, wurde während des Sommers von Bäumen gezapft, die mit *Lachnus roboris* befallen waren. Er enthielt, neben reichlich Zucker, nur 0,3% Stickstoff in der Trockensubstanz, der Honigtau aber gerade doppelt so viel. Dieser auf den ersten Blick erstaunliche Befund findet seine Erklärung vermutlich darin, daß der Siebröhrensaft vom Stamm gezapft wurde, der Honigtau aber von Tieren stammte, die an abgeschnittenen Zweigen saßen.

Die Untersuchungen von LINDEMANN (1949) bei der roten Johannisbeere, *Ribes rubrum*, umfassen einen Zeitraum von mehreren Wochen; in regelmäßigen Abständen wurde Siebröhrensaft gewonnen und von

den an den gleichen Sträuchern sitzenden Blattläusen der Art *Cryptomyzus ribis* Honigtau gesammelt. Die Menge der N-Verbindungen, die Anfang Mai im Siebröhrensaft recht hoch war, ging bis Ende Juni kontinuierlich zurück und fiel dabei von 3,77% in der Trockensubstanz (10. 5.) auf 0,52% (28. 6.). Der N-Gehalt im Honigtau änderte sich während der Versuchszeit in ganz entsprechender Weise, war aber immer niedriger als im Siebröhrensaft. Sobald die Nahrung nur noch annähernd 1% Stickstoff enthielt, traten die ersten Larven mit Flügelanlagen auf und nach und nach wanderten die Läuse ab.

MITTLER (1953, 1958) hat als erster die einzelnen Aminosäuren und Zucker im Siebröhrensaft und Honigtau bestimmt. Seine Untersuchungen an *Tuberolachnus salignus*, einer an Weiden schmarotzenden Lachnide, sind damit der wesentlichste Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Aphiden.

Zur Saftgewinnung wurden 2—4jährige Bäumchen von *Salix acutifolia* verwendet, die mit Läusen besetzt waren. In der gleichen Weise, wie bei *Ribes*, ändert sich der N-Gehalt auch bei der Weide im Laufe der Vegetationsperiode: er ist während des Knospenschwellens am höchsten, geht dann, während die Blätter ausreifen, stark zurück und steigt vor dem Laubfall wieder an. Die Zahl der Aminosäuren ändert sich ebenfalls: der Frühjahrssaft enthält insgesamt zehn, der Sommersaft nur vier Aminosäuren, und der Herbstsaft wieder die ursprüngliche Anzahl.

Die Menge der Aminosäuren, die die Läuse ausscheiden, gibt den Zustand ihrer Wirtspflanze sehr genau wieder: Solange die Tiere an austreibenden Bäumchen sitzen enthält ihr Honigtau zehn, während der Wachstumsruhe der Pflanzen aber nur vier Aminosäuren (Asparaginsäure, Glutaminsäure und ihre Amide); erst vor dem Laubfall nehmen die Aminosäuren im Honigtau zu und die ursprüngliche Anzahl wird wieder erreicht. Die Gesamtkonzentration der Aminosäuren war im Honigtau immer niedriger als im gleichzeitig gewonnenen Siebröhrensaft.

Größere Unterschiede als bei den N-Verbindungen bestehen zwischen den Zuckern in Saft und Honigtau. MITTLER (1958) hat im Siebröhrensaft der Weide nur Saccharose gefunden, während der Honigtau von *Tuberolachnus* mehrere Zucker enthält. Außer Saccharose und ihren Spaltprodukten, Glukose und Fruktose, kommt regelmäßig ein Oligosaccharid, vermutlich Melecitose, vor.

Die Zucker im Siebröhrensaft sind von den Pflanzenphysiologen öfter, besonders in den letzten Jahren, untersucht worden und über ihr Vorkommen ist so viel bekannt, daß sich allgemeingültige Aussagen machen lassen. Die Transportform des Zuckers in der Pflanze ist Saccharose, während die beiden Monosaccharide Glukose und Fuktose, die man ursprünglich im Siebröhrensaft vermutet hatte, niemals darin vorkommen. Nach ZIEGLER (1956) und WANNER (1953) ist die

Saccharose überhaupt der einzige Zucker des Siebröhrensaftes. ZIMMERMANN (1957) hat dagegen auch Raffinose, ein Trisaccharid aus Galaktose, Glukose und Fruktose, gefunden. Unter den 16 von ihm untersuchten Laubbaumarten enthielt der Siebröhrensaft aber nur bei dreien größere Mengen dieses Zuckers. PEEL und WEATHERLEY (1959) haben bei einer Weide ebenfalls Raffinose nachgewiesen.

Die Zucker, die im Honigtau, der häufig untersucht worden ist, ausgeschieden werden, sind verschiedener Herkunft. Sie stammen zum Teil unmittelbar aus dem Siebröhrensaft, zum anderen Teil entstehen sie durch Spaltung und vor allem durch Synthesen während der Darmpassage. Saccharose wird stets mit der Nahrung aufgenommen, Glukose und Fruktose stammen dagegen ausschließlich aus der Spaltung höherer Zucker. Von den meisten Oligosacchariden kann man mit Sicherheit annehmen, daß sie im Siebröhrensaft nicht vorkommen und ein Tierprodukt sind; sie entstehen im Darm durch die Verbindung von Glukose mit Saccharose, oder durch die Verkettung von Glukosemolekülen (DUSPIVA 1955).

Die N-Verbindungen im Siebröhrensaft sind viel zahlreicher als die Zucker und die artlichen Unterschiede in ihrer Zusammensetzung sind wesentlich größer. Eine für alle Laubhölzer geltende Gesetzmäßigkeit sind die Änderungen des N-Gehaltes während der Vegetationsperiode. Der N-Gehalt erreicht im Sommer einen Tiefstand, und steigt im Herbst vor dem Laubfall sehr stark wieder an; gleichzeitig treten Aminosäuren auf, die im Sommersaft regelmäßig fehlen. ZIEGLER (1956) hat den Siebröhrensaft bei einer Reihe einheimischer Laubbaumarten analysiert, darunter auch beim Ahorn, bei der Eiche und bei der Linde, die Aphidenwirte sind. Seine Untersuchungen fallen in die zweite Hälfte der Vegetationsperiode und erstrecken sich vom Sommer bis in den Herbst hinein. Die Menge der N-Verbindungen, vor allem die Zahl und Menge der freien Aminosäuren — das Vorkommen von Proteinen in reinem Siebröhrensaft ist fraglich — nimmt gegen den Herbst um ein Vielfaches zu, während der Sommersaft sehr arm an Stickstoff ist und höchstens 2—3 Aminosäuren enthält.

Das Verhalten der Blattläuse, die auf den genannten Laubbaumarten schmarotzen, ändert sich gleichzeitig mit oder kurz nach dem Absinken des N-Gehaltes in sehr auffälliger Weise. Ihre Reaktion auf die N-Verknappung, ist aber ganz verschieden. Die auf Ahorn lebenden *Periphyllini* verlassen ihren Wirt nicht. Von den Arten treten zwei in Diapause ein und entwickeln sich erst im Herbst wieder weiter, während eine dritte Art sich während des ganzen Sommers, wenn auch in bescheidenem Maße, fortpflanzt. Andere Arten wiederum, wie die auf Linden lebende *Patchiella réaumuri*, verlassen ihren Wirt sobald die Blätter ausgereift sind und siedeln auf Krautgewächse über. Sie kehren erst im Herbst auf ihren ursprünglichen Wirt zurück.

Über die N-Verbindungen im Honigtau ist wesentlich weniger bekannt als über die Kohlenhydrate. Sie bestehen ausschließlich, oder hauptsächlich aus freien Aminosäuren, wie durch die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts nachgewiesen ist.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war, durch den Vergleich der Aminosäuren und Zucker im aufgenommenem Siebröhrensaft und im ausgeschiedenen Honigtau einen Einblick in die Veränderungen der Nahrung während der Darmpassage und damit in ihre Nutzung zu erhalten. Für die Untersuchungen wurden Krautgewächsschmarotzer gewählt, deren Wirtspflanzen sich ohne Mühe in Topfkulturen in der Klimakammer ziehen lassen. Ehe aber mit den eigentlichen Versuchen begonnen werden konnte, mußte ein Verfahren zur Gewinnung von Siebröhrensaft bei Krautgewächsen ausgearbeitet werden.

II. Material und Methoden

Der Siebröhrensaft wurde hauptsächlich von *Campanula rapunculoides* L., *Centaurea scabiosa* L., *Cirsium arvense* L. Scop. und *Rumex crispus* L. gewonnen und zwar von eingetopften, in Blüte stehenden Pflanzen. Nur ausnahmsweise wurden zum Vergleich abgeschnittene Stengel verwendet.

Alle Arbeiten wurden in einer Klimakammer durchgeführt, die auf $+20^{\circ}$ C und 85% Feuchte eingestellt und mit sechs 40 W-Leuchtstoffröhren (Osram HNW 202 und Philips Warmton de Luxe) ausgestattet war. Die Belichtungsstärke betrug in Höhe des Arbeitstisches 2000 Lux, die Belichtungsdauer 18 Std/d.

Der Honigtau wurde von *Dactynotus henrichi* CB. und auch von *Aphis fabae* Scop. auf *Centaurea*, von *D. trachelii* CB. auf *Campanula*, *A. acanthi* Schrk. auf *Cirsium* und von *A. evonymi* F. auf *Rumex* gesammelt während die Pflanzen in der Klimakammer standen, niemals im Freien. Der Honigtau wurde auf Gelo- oder Celluloidfolie aufgefangen und die Tropfen laufend, oder in 30 min Abständen in eine Kapillare aufgesogen. Honigtau wie Siebröhrensaft wurden entweder sofort zur Analyse verwendet, oder in der Kühlzelle eingefroren.

Der qualitative Nachweis der Zucker und Aminosäuren erfolgte papierchromatographisch nach der aufsteigenden Methode auf Whatmann Nr. 1-Papier. Für die eindimensionale Trennung wurden Keilstreifen nach Matthias (1956), für die zweidimensionale Bogen 28×34 cm verwendet. Als Laufmittel diente Butanol/Eisessig/Wasser (4:1:1) in der ersten und puffergesättigtes Phenol p_H 12 in der zweiten Richtung. Bei der eindimensionalen Trennung wurde zweimal rechromatographiert.

Die für ein Chromatogramm verwendete Menge betrug beim Siebröhrensaft meist 5 mm³, beim Honigtau 20 mm³, gelegentlich auch 30 mm³.

Die Aminosäuren wurden durch Besprühen mit 0,1% Ninhydrin in 95% Butanol +5% 2 n Essigsäure entwickelt und die Flecken zum Teil aus den *Rf*-Werten und der Lage auf dem Chromatogramm, zum Teil durch Spezialnachweis identifiziert.

Spezialnachweise: Arginin mit Sakaguchi-Reagens; Cystein mit methanolischem Nitroprussidnatrium-Ammoniak; Cystin mit dem gleichen Reagens und nachfolgendem Besprühen mit Cyannatrium in Methanol; Histidin mit dem modifizierten Pauly-Test nach Sanger und Tuppy (1951); Prolin und Oxyprolin mit Isatin; Tryptophan und Citrullin mit Ehrlichs Reagens; Differenzierung der

α-Aminosäuren von den β- und γ-Aminosäuren und Aminen mit Pyridoxal nach KALYANKAR und SNELL (1957). Peptide wurden aus dem Fehlen eines Fleckes nach Hydrolyse (6 n HCl bei 105° 24 Std) erkannt.

Die Zucker wurden öfter auf dem gleichen Chromatogramm wie die Aminosäuren nachgewiesen. Zur Unterscheidung von Aldosen und Ketosen wurde p-Aminodimethylanilin-Zinn(2)chlorid verwendet, zur Trennung der reduzierenden und nicht reduzierenden Zucker $AgNO_3$ nach TREVELYAN (1950) mit und ohne vorheriges Besprühen mit Perjodat. Von den Zuckeralkoholen wurden die Zucker mit p-Anisidin-Phosphorsäure differenziert.

Für die quantitative Bestimmung der gesamten ninhydrin-positiven Substanzen, wie auch einzelner Aminosäuren wurde mit 1%iger Ninhydrinlösung in 90 Butanol + 10 Phenol besprüht und bei 100° in Wasserdampfatmosphäre genau 4 min erhitzt. Nach Tränken des Chromatogramms in Transparensöl wurde die Extinktion im Zeiss-Extinktionsschreiber gemessen und mit der Extinktion von Glutaminlösungen bekannter Konzentration verglichen. Glutamin hatte von allen Aminosäuren im Siebröhrensaft die höchste Konzentration, da aber nicht sämtliche Aminosäuren mit Ninhydrin gleich stark reagieren und manche wie Prolin, Oxyprolin, Asparagin und Glycin auch keine rotviolette, sondern eine gelbe oder rosabraune Färbung geben, so läßt sich aus einem solchen Vergleich der Gehalt an ninhydrin-positiven Substanzen nur der Größenordnung nach festlegen.

Der Zuckergehalt des Siebröhrensaftes wurde aus der Fleckengröße der Saccharose mit Hilfe einer Eichkurve berechnet. Die beiden anderen Zucker, die nur in Spuren im Siebröhrensaft vorkommen, wurden dabei nicht berücksichtigt.

Die Viscosität konnte wegen der geringen zur Verfügung stehenden Mengen in keinem Fall direkt bestimmt werden, da sie aber praktisch auf dem Saccharosegehalt beruht (ZIEGLER 1956), läßt sie sich aus der Saccharosekonzentration ermitteln.

III. Die Gewinnung von Siebröhrensaft

Bei Laubbäumen wird der Siebröhrensaft allgemein nach der Methode von HARTIG gewonnen. Führt man bei einem Baum mit einer noch möglichst glatten Rinde einen Schnitt in jene Schicht, die die tätigen Siebröhren enthält, in die sog. „Safthaut", so treten an der Schnittstelle Tropfen von Siebröhrensaft aus, die sich leicht in eine Kapillare aufsaugen lassen. Auf die geschilderte Weise läßt sich aber nur bei Holzgewächsen vorgehen. Bei Krautgewächsen tritt beim Anschneiden der prallen Stengel sofort auch Zellsaft aus den verletzten Zellen aus und man erhält niemals reinen Siebröhrensaft; außerdem gehen die angeschnittenen Pflanzenteile meist ein (LINDEMANN 1949). Beide Nachteile fallen bei der Methode von MITTLER (1953) weg. MITTLER verzichtet ganz auf das Anschneiden und gewinnt den Saft über einen Blattlausrüssel, der einem Spundloch gleicht: schneidet man einer Laus während der Nahrungsaufnahme den Rüssel ab, so fließt durch die in der Siebröhre steckenden Stilette stunden-, ja tagelang Saft aus.

Die Technik des Rüsselschneidens ist von MITTLER (1953) bei der schon erwähnten, an verschiedenen Weidenarten schmarotzenden *Tuberolachnus salignus* ausgearbeitet worden und er hätte kein günstigeres Objekt dafür wählen können. Neben der Größe des Tieres — sie beträgt bei der Tuberolachnusimago 5 mm — ist die Rüsselstellung

besonders wichtig. Bei *Tuberolachnus salignus* liegt der freie, ins Gewebe nicht eingesenkte Teil des Rüssels während der Nahrungsaufnahme der Rinde an und läßt sich infolgedessen mit einem senkrecht zur Rinde geführten Schnitt durchtrennen, ohne daß die Rüsselspitze dabei aus der Siebröhre gleitet. Sobald der Rüssel durchschnitten ist richten sich die Stilette, Mandibeln und Maxillen auf, und der sofort herausquellende Saft kann in einer Kapillare aufgefangen werden.

Die Rüsselhaltung ist aber nicht bei allen Arten eine so günstige und gerade bei den an Krautgewächsen schmarotzenden Blattläusen liegt der freie Teil des Rüssels der Pflanze nicht an. Dieser Rüsselteil steht senkrecht zum Stengel und da er biegsam ist gibt er unter dem Druck des Messers so weit nach, daß die Rüsselspitze aus der Siebröhre gleitet. VAN SOEST u. Mitarb. (1956) haben deswegen bei ihrem Objekt, bei *Myzus persicae*, den Rüssel mit einer feinen, eigens dafür konstruierten Schere durchtrennt. Eine Zerrung ist dabei kaum vermeidbar und der Erfolg war dementsprechend gering: Nur in 10% der Fälle trat aus den Stiletten überhaupt Saft aus und die Menge betrug höchstens einige Tropfen.

Der senkrecht stehende Rüssel läßt sich mit dem Messer schneiden, sobald er auf dem Stengel festgeklebt ist und dadurch einen Halt gewinnt. MITTLER (1953) hat zum Rüsselkleben bei *Aphis fabae* niedrig schmelzendes Wachs verwendet, aber das Arbeiten mit Wachs ist ziemlich umständlich und ich habe deshalb versucht den Rüssel mit Schellack zu fixieren. Die Haftfähigkeit an der Pflanze ist sowohl bei Schellack wie bei Wachs gering, was für alle fettlöslichen Substanzen gelten dürfte, da sich unter dem aufgetragenen Mittel ein Flüssigkeitsfilm bildet. Der winzige Tropfen, in den der Rüssel eingeschlossen ist, löst sich daher oft schon beim Ansetzen des Messers von der Unterlage. Dieser Nachteil fällt bei dem wasserlöslichen Zweiphasen-Trennlack[1] weg, den ich zeitweilig zum Fixieren benützt habe, aber seine Verwendung ist wegen der schlechten Benetzbarkeit des Rüssels nicht nur mühevoll, sondern auch riskant, und erfordert einen großen Zeitaufwand. Zuverlässig und schnell läßt sich dagegen bei kombinierter Anwendung von wasserlöslichem Zweiphasen-Trennlack und Zaponlack arbeiten. Der Stengel wird zunächst mit dem Trennlack überzogen und anschließend der Rüssel mit Zaponlack geklebt. Statt Zaponlack lassen sich auch andere rasch härtende Mittel verwenden.

Die Stelle, an der man Saft gewinnen will, wird mit dem Trennlack bestrichen und das Bestreichen nach dem Trocknen wiederholt, falls der Belag Lücken aufweisen sollte. Je nach der Luftfeuchte dauert das Trocknen 20—30 min. Darauf wird die Stelle mit Läusen besetzt, die

[1] DKH Trennlack der Firma Curt Herberts, Wuppertal-Barmen.

sich durch die „Schutzschicht" wenig oder überhaupt nicht stören lassen. Es vergehen trotzdem mehrere Stunden, bis alle Tiere die Siebröhren gefunden und eingestochen haben (BANKS und NIXON 1959). Man betäubt im schwachen Kohlensäurestrom, wobei man sehr vorsichtig vorgehen muß, da die Tiere auch durch schwache Luftbewegung beunruhigt werden und den Rüssel aus der Siebröhre ziehen. Sobald die Läuse auf Berührung nur noch schwach reagieren werden sie mit Zaponlack festgeklebt. Hat das Abdomen einen größeren Abstand vom Stengel, wie bei den *Dactynotus*arten, so werden als erstes die Beine fixiert, da ihr Griff beim Betäuben ausläßt und die Tiere vom Stengel gleiten könnten. Darauf wird mehrmals ein Tröpfchen Lack neben den Rüssel gebracht bis etwa $^2/_3$ seiner Länge eingehüllt sind. Von den Mundwerkzeugen kommen dabei außer dem Labium nur ausnahmsweise auch die in der Labiumrinne verlaufenden Stilette mit dem Lack in Berührung. Wird das Abdomen, wie bei den *Aphis*arten, dicht über dem Stengel gehalten, so ist es zweckmäßig es festzukleben, indem man etwas Lack unterm Abdomen auslaufen läßt. Erst wenn der Lack angetrocknet ist wird ein Tröpfchen neben den Rüssel gebracht, das nicht nur den Rüssel einschließen, sondern auch den Raum zwischen Rüssel, Kinn und Vorderbrust ausfüllen soll. Auf eine bestimmte Tropfengröße kommt es bei allen diesen Arbeiten nicht an, was das Rüsselkleben sehr vereinfacht; ist ein Tropfen zu groß geraten, so wird er einfach auf dem Stengel verstrichen.

Die Tiere werden in Narkose gehalten bis der Lack im Kohlensäurestrom, etwa nach 10 min, erhärtet ist. Nun wird der Rüssel mit einem raschen Schnitt durch den Lack, parallel zur Stengeloberfläche durchtrennt und die Schutzschicht samt dem Zaponlack und den Resten des Tieres abgehoben, wobei nur die Stilette im Stengel zurückbleiben (waren sie mit dem Lack in Berührung gekommen, so werden sie mit herausgezogen). Die Mandibeln spreitzen sich, während die Maxillen fest miteinander verfalzt bleiben. Der Saft quillt sofort heraus und wird in einer sterilen Kapillare aufgefangen, die mit einem Manipulator geführt wird.

Nach der geschilderten Methode wurde Siebröhrensaft bei vier Arten von Krautgewächsen gewonnen: *Campanula rapunculoides* L., *Centaurea scabiosa* L., *Cirsium arvense* L. SCOP. und *Rumex crispus* L. Bei *Vicia faba* L. waren dagegen alle Bemühungen erfolglos. Offenbar sind die Maxillen bei *Megoura viciae* BCKT. nicht so fest miteinander verfalzt wie bei anderen Arten. Anfangs fließt der Saft auch bei *Vicia* recht stark, allmählich aber beginnen die Maxillen sich zu spreitzen, bis sie nach etwa 2 Std vollständig getrennt sind. Die Austrittsstelle des Saftes sinkt dabei immer tiefer und hat sie das Niveau der Stengelepidermis erreicht, so versickert der austretende Saft im Gewebe.

Zur Technik wäre noch zu sagen, daß die Feuchte im Raum zwischen 80—90% betragen soll, da der Saft in der Kapillarenspitze sonst leicht auskristallisieren könnte.

Größere Schwierigkeiten bereitet das Festlegen der horizontal liegenden Pflanze. Sie wird auf einer dicken Glasplatte an mehreren Stellen, ohne den Stengel zu drücken, mit Wachs festgeklebt. Der Manipulator für die Kapillare steht auf der gleichen Glasplatte, niemals auf Holz, das unter dem Gewicht des Manipulators ständig nachgeben würde. Trotz größter Sorgfalt kommt es vor, besonders zu Beginn der Saftgewinnung, daß die Pflanze sich verschiebt, was häufigere Kontrollen notwendig macht. MITTLER (1958) befestigt einen kleinen Manipulator direkt am Zweig in der Nähe des Rüssels, was bei Krautgewächsen mit ihren zarten Stengeln und Triebspitzen, an denen die Läuse meist sitzen, nicht möglich ist.

Zum Rüsselschneiden dienen kleine Messer aus Rasierklinge (Rotbart), die mit Siegellack in einem Glasrohr befestigt sind und meist nur einmal benützt werden.

IV. Ergebnisse

1. Der Siebröhrensaft

a) Geschwindigkeit des Saftstromes. In der Ergiebigkeit bestehen zwischen den untersuchten Arten kaum Unterschiede. Über einen einzelnen Rüssel lassen sich meist 3—3,5 mm³ in 24 Std gewinnen. Bei der gleichen Pflanze können zur selben Zeit aus einem anderen Rüssel nur 2 mm³, oder auch 4 mm³ ausfließen (Tabelle 1). Im Vergleich zu *Salix* ist die Saftausbeute gering. Bei der Weide erhält man innerhalb der gleichen Zeit 36 bis 48 mm³, also 10—15mal mehr. Die Stundenleistung ist mit 1,46—2,04 mm³ (MITTLER 1957) bei der Weide beinahe so groß wie die Tagesleistung bei den Krautgewächsen. Der große Unterschied dürfte vorwiegend auf dem höheren Turgor bei den Holzgewächsen beruhen.

Tabelle 1. *Die aus einem abgeschnittenen Rüssel ausfließende Saftmenge*

Pflanzenart	mm³ in 24 Std	
	Minimum	Maximum
Campanula rap. .	2,5	4,5
Centaurea scabiosa	2,0	4,3
Cirsium arvense .	2,0	4,6
Rumex crispus . .	3,6	4,0

Neben dem Turgor bestimmen eine Reihe weiterer Größen die Ergiebigkeit. Die Saftmenge, die in der Zeiteinheit durch den Rüssel fließt, hängt von der Weite und Länge des Nahrungsganges, von der Beschaffenheit seiner Innenwandung sowie von der Viscosität des Siebröhrensaftes ab.

Die Viscosität konnte wegen der geringen zur Verfügung stehenden Mengen nicht direkt bestimmt werden. Da sie aber praktisch auf der

Konzentration der Saccharose beruht, läßt sie sich aus dem Saccharosegehalt ermitteln. Am wenigsten Zucker enthält der Siebröhrensaft von *Salix*, am meisten derjenige von *Centaurea*, die Mitte nehmen *Campanula* und *Cirsium* ein (bei *Rumex* wurde der Zuckergehalt nicht bestimmt). Die Zuckerkonzentration beträgt bei *Centaurea* 15%, bei *Campanula* 12,5%, bei *Cirsium* 10% und bei *Salix* 8,5% (MITTLER 1957).

Bestimmt man zur Kennzeichnung der Viscosität für diese Konzentrationen die relativen Reibungskoeffizienten[1], so erhält man für *Salix* einen Wert von 1,18, für *Campanula* und *Cirsium* von 1,22—1,29, für *Centaurea* aber von 1,42. Die Reibungskoeffizienten für *Salix* und *Centaurea* verhalten sich wie 1:1,20. Diese Differenz ist nicht unbedeutend, aber neben den großen Unterschieden in der Stundenleistung dürfte sie trotzdem wenig ins Gewicht fallen.

Die Beschaffenheit der inneren Oberfläche des Nahrungsganges ist bei den in Frage stehenden Arten nicht näher untersucht, es ist aber kaum anzunehmen, daß Unterschiede in ihrer Ausgestaltung bestehen werden. Über die Weite des Nahrungsganges ist wenig bekannt. Sie ist am Distalende des Rüssels wesentlich geringer als in Kopfnähe. Unter der Voraussetzung, daß die Weite des Ganges sich gleichmäßig ändert, läßt sich der Kapillarwiderstand berechnen, wenn der Durchmesser an der Spitze und an der Basis des Rüssels bekannt ist. Nur bei *Tuberolachnus* ist der Durchmesser an beiden Stellen bestimmt worden. Er beträgt bei der Imago mit einer Rüssellänge von 1,8 mm 1,8 μ in Kopfnähe und nur 0,6 μ am Distalende (MITTLER, elektronenoptische Aufnahmen). Bei adulten *D. henrichi*, deren Rüssellänge knapp 1 mm (0,96—0,97) erreicht, hat der Nahrungsgang im proximalen Drittel einen Durchmesser von 1,2 μ; am Distalende ist er deutlich feiner, wurde hier aber nicht gemessen.

Durch das äußerst feine Nahrungsrohr werden bei *Tuberolachnus* stündlich 1,5—2,0 mm³ Siebröhrensaft gepreßt, eine Leistung, für die ein Druck von 20—40 Atm. erforderlich ist (MITTLER). So hohe Werte und noch höhere sind bei Holzgewächsen tatsächlich festgestellt worden, während über den Turgor in den Siebröhren von Krautgewächsen nichts bekannt ist. Bei dem zarten Bau der Pflanzen muß man aber annehmen, daß er wesentlich geringer sein wird.

Die von MITTLER untersuchte Blattlaus *Tuberolachnus* saugt bei der Nahrungsaufnahme vermutlich überhaupt nicht. Vergleicht man nämlich die Saftausbeute aus dem Rüssel mit der Honigtauproduktion neben dem Rüssel sitzender Tiere, so ergibt sich eine gute Übereinstimmung. MITTLER konnte aus dem abgeschnittenen Rüssel stündlich (mehrere

[1] Das Verhältnis der Durchflußzeiten (t/t_0) gleicher Volumina Saccharoselösung und Wasser.

Bestimmungen) 1,71—2,08 mm³ Siebröhrensaft gewinnen, während von einem Einzeltier in der gleichen Zeit 1,75—1,89 mm³ Honigtau ausgeschieden wurden.

Bei den Krautgewächsschmarotzern läßt sich ein so genauer Vergleich nicht durchführen. Der Siebröhrensaft rinnt viel langsamer und muß etwa 12 Std hindurch gesammelt werden, die Honigtauproduktion aber kann für einen so langen Zeitraum nur berechnet, nicht direkt bestimmt werden, was im Verhalten der Tiere begründet ist. Eine Laus kann viele Stunden in regelmäßigen, kurzen Abständen Honigtau spritzen, dann tritt eine längere Pause ein, in der vermutlich keine Nahrung aufgenommen wird, obwohl die Rüsselhaltung unverändert beibehalten wird.

Die Spritzfrequenz wurde bei einzelnen viviparen Weibchen von *D. henrichi* bestimmt. Ein Tier spritzte z. B. annähernd 4 Std lang in Abständen von 21—33 min, durchschnittlich alle 27 min, einen Tropfen aus, dann trat aber eine Pause von $1^1/_2$ Std ein. Eine ununterbrochene Nahrungsaufnahme dürfte nur bei maximaler Spritzfrequenz gesichert sein.

Bei rascher Tropfenfolge werden die Tropfen kleiner und messen nur 0,10—0,107 mm³. Aus der für 24 Std berechneten Tropfenzahl und der Tropfengröße ergab sich eine mögliche Honigtauproduktion von 5,3 bis 5,8 mm³, während die Saftausbeute für die gleiche Zeit 4,2 mm³ betrug. Die Differenz könnte auf einer zusätzlichen Saugtätigkeit des Tieres beruhen, ebenso gut aber auf einem vorübergehend stärkeren Saftstrom. Schwankungen der Fließgeschwindigkeit sind möglich aber nicht nachprüfbar.

Die Leistung bei der Nahrungsaufnahme scheint sich im wesentlichen darauf zu beschränken den Safteinstrom zu regulieren. Auch während der Rüssel in der Siebröhre steckt, kann der Saftstrom unterbrochen werden, denn betäubte Tiere werden nicht aufgebläht, obwohl sie keinen Honigtau spritzen, schneidet man ihnen aber den Rüssel ab, so läßt sich Saft gewinnen (MITTLER). Abgetötete Tiere dagegen platzen schließlich unter dem Druck des einströmenden Saftes.

b) Dauer des Saftstromes. Aus dem gleichen Rüssel läßt sich bei *Salix* über 24 Std und maximal 4 Tage lang Siebröhrensaft gewinnen (MITTLER 1953). Die Krautgewächse verhalten sich in dieser Hinsicht ähnlich.

Bei eingetopften Pflanzen fließt der Saft aus dem gleichen Rüssel meist 2—4 Tage lang, gelegentlich aber viel länger. Bei *Centaurea* konnte in einem Fall 7, in einem anderen 8 Tage hindurch Saft über denselben Rüssel bei gleichbleibender täglicher Ausbeute gewonnen werden. Die größte Dauer aber wurde bei *Campanula* erreicht, bei der ein einzelner Rüssel beinahe 11 Tage lang ergiebig war. Und selbst nach dieser Zeit setzte der Saftstrom nicht von selber aus, sondern beim

Versuch, ein Pilzmyzel zu entfernen, das sich an den Stiletten entwickelt hatte. Die Leistung blieb während der ganzen Zeit unverändert. Am 1. Tage wurden 2,5 mm^3 gewonnen und von da ab fast gleichmäßig 3,5 mm^3, mit Ausnahme des 6. Tages an dem die Menge auf 4,5 mm^3 anstieg, um dann wieder auf 3,5 mm^3 zurückzufallen (Tabelle 2). Der gesamte bei *Campanula* analysierte Siebröhrensaft wurde über zwei Rüssel gewonnen.

Tabelle 2. *Die Saftausbeute aus einem einzelnen Rüssel bei Campanula*

Zeit	mm^3/ 24 Std	Zeit	mm^3/ 24 Std
1. Tag	2,5	7. Tag	3,5
2. Tag	3,5	8. Tag	3,5
3. Tag	3,0	9. Tag	3,5
4. Tag	3,5	10. Tag	3,5
5. Tag	3,5	11. Tag	3,5
6. Tag	4,5		

Sogar von abgeschnittenen Stengeln, die in dem feuchten Raum auch ohne Wasser lange frisch bleiben, läßt sich bei *Centaurea* mehrere Tage hindurch Siebröhrensaft gewinnen, ganz im Gegensatz zu Holzgewächsen, bei denen etwa 2 Std nach dem Abschneiden eines Zweiges der Saftstrom aussetzt.

c) Die Zusammensetzung des Saftes. Der Siebröhrensaft war immer völlig klar und veränderte sich auch nicht an der Luft. Bei *Campanula* konnte untersucht werden, ob die dauernde Entnahme einen Einfluß auf seine Zusammensetzung hat. Verglichen wurde der Saft des 1. und 2. Tages mit dem des 10. und 11. Tages von der im vorigen Abschnitt erwähnten Pflanze. Die beiden Chromatogramme, auf denen Aminosäuren und Zucker nacheinander nachgewiesen wurden, waren qualitativ, und dem Augenschein nach auch quantitativ völlig gleich.

α) Die Zucker. Saccharose ist die Transportform des Zuckers in der Pflanze und bei vielen Laubbaumarten das einzige Kohlenhydrat im Siebröhrensaft (Ziegler 1956, Wanner 1952). Bei manchen Arten kommt daneben, wie schon erwähnt, Raffinose vor (Peel und Weatherley 1959, Zimmermann 1957). Auch bei den untersuchten Krautgewächsen war die Saccharose der vorherrschende Zucker. In Spuren kommen daneben bei allen vier Arten zwei weitere Zucker vor, von denen der schneller wandernde reduzierend, der langsamer wandernde nicht reduzierend ist. Beide Kohlenhydrate reagieren mit Anisidin-Phosphorsäure, sind also keine Zuckeralkohole. Nach ihrer Lage auf dem Chromatogramm handelt es sich um ein Monosaccharid, möglicherweise Sorbose oder Mannose und um ein Oligosaccharid. Wegen der geringen Mengen konnten die Zucker noch nicht identifiziert werden.

β) Die Aminosäuren. Der Siebröhrensaft aller vier Arten enthielt eine Vielzahl von Aminosäuren, aber weder Protein, noch Peptide, mit Ausnahme von *Cirsium*. Nach salzsaurer Hydrolyse fehlten im Chromatogramm nur die Flecken der beiden Amide, Asparagin und Glutamin, während diejenigen der entsprechenden Säuren stark vergrößert waren.

Nur bei *Cirsium* fehlte noch ein weiterer Fleck. Das Peptid wandert in Butanol/Eisessig/Wasser langsamer als Asparagin, in Phenol p_H 12 aber mit gleicher Geschwindigkeit und liegt im 2-dimensionalen Chromatogramm links neben dem Asparagin. Nach der Hydrolyse erscheint als neue Aminosäure Glycin und zugleich wird der Alaninfleck größer. Es handelt sich wahrscheinlich um ein Dipeptid; für den sicheren Nachweis wäre aber die Isolierung und gesonderte Hydrolyse notwendig.

Tabelle 3. *Die einzelnen Aminosäuren im Siebröhrensaft*

Aminosäure	Pflanze			
	Campanula rapuncul.	*Centaurea scabiosa*	*Cirsium arvense*	*Rumex crispus*
Alanin	+	+	+	+
γ-Aminobuttersäure	—	—	—	—
Arginin	+	+	+	+
Asparagin	+	+	+	+
Asparaginsäure	+	+	+	+
Cystin	+	+	+	+
Glutamin	+	+	+	+
Glutaminsäure	+	+	+	+
Glycin	—	—	—	—
Histidin	+	+	+	+
Leucin/Isoleucin	+	+	+	+
Lysin	+	+	+	+
Methioninsulfoxyd	+	+	+	+
Phenylalanin	+	+	+	+
Prolin	+	+	+	+
Serin	+	+	+	+
Threonin	+	+	+	+
Tyrosin	+	+	+	+
Valin	+	+	+	+
Peptid (glycinhaltig)	—	—	+	—

+ nachgewiesen; — nicht nachgewiesen.

Die Tabelle 3 bringt eine Übersicht der bei den vier Pflanzenarten nachgewiesenen 17 bzw. 18 Aminosäuren. Die Unterschiede zwischen den Arten sind gering und mehr quantitativer als qualitativer Art, was in der Tabelle, die keine Mengenangaben enthält, nicht zum Ausdruck gebracht ist. Der Siebröhrensaft von *Centaurea* enthält auffallend viel Prolin, so daß nach dem Besprühen mit Ninhydrin ein großer, leuchtend gelber Fleck erscheint, während im Gegensatz dazu bei *Campanula* die Prolinmenge so gering ist, daß man nur mit dem empfindlichen Isatin eine eben erkennbare Farbreaktion erhält. Für den Siebröhrensaft von *Centaurea* ist weiterhin kennzeichnend, daß er wenig Threonin neben viel Alanin enthält, während bei den drei anderen Arten das Alanin gegenüber dem Threonin stark zurücktritt. Glycin kommt nur bei *Cirsium* vor, wenn auch nicht in freier Form. Glutamin war in allen Siebröhrensäften vorherrschend, was bei der Chromatographie größerer

Substanzmengen überaus störend wirkt. Eine einzige Aminosäure, Methioninsulfoxyd, kommt bei allen Arten in so geringer Menge vor, daß sie nicht auf jedem Chromatogramm nachweisbar war.

Von den zehn essentiellen Aminosäuren fehlten in den untersuchten Siebröhrensäften regelmäßig Methionin und Tryptophan, die für alle tierischen Organismen unentbehrlich sind. Nur manche Symbiontenträger sind auf eine Zufuhr nicht angewiesen: Der Brotkäfer, *Stegobium paniceum*, braucht lediglich Arginin, Leucin und Threonin in der Nahrung (Pant, Gupta und Najar 1960). Werden die Tiere aber symbiontenfrei gemacht, so müssen für eine normale Entwicklung alle essentiellen Aminosäuren und außerdem noch Glycin in der Diät enthalten sein. Auch in der Nahrung des Weidenschmarotzers, *Tuberolachnus*, kommen nicht alle essentiellen Aminosäuren vor. Im Siebröhrensaft von *Salix acutifolia* fehlen nicht nur Methionin und Tryptophan, sondern auch Arginin, Histidin und Lysin. Daß sie im Körper der Weidenschmarotzer ebenfalls fehlen ist kaum anzunehmen, sie dürften von den Symbionten geliefert werden. Die Hämolymphe von *D. henrichi*, die auf *Centaurea scabiosa* lebt, enthält jedenfalls stets Tryptophan, obwohl diese Aminosäure mit der Nahrung nicht aufgenommen wird.

Seit den Untersuchungen von Toth u. Mitarb. (1942), die die Bindung von Luststickstoff durch Aphidensymbionten nachgewiesen haben, wurde die Bedeutung der Symbionten für den Wirt darin gesehen, das vermutete Stickstoffdefizit zu decken. Seither weiß man aber, daß der Siebröhrensaft durchaus nicht so N-arm ist, wie ursprünglich angenommen wurde, und daß er zu Zeiten ein reiches Aminosäuremuster enthält. Außerdem hat Mittler (1958) die Stickstoffbilanz von *Tuberolachnus salignus* untersucht und gefunden, daß der N-Verbrauch durch den mit der Nahrung aufgenommenen Stickstoff vollkommen gedeckt wird. Die Bedeutung der Symbionten dürfte darum vielmehr darin liegen, die in der Nahrung fehlenden unentbehrlichen Aminosäuren zu liefern. Nach Fink (1952) können die Symbionten der Schildlaus, *Pseudococcus citri* Aminosäuren synthetisieren.

2. Der Honigtau

a) Die Zucker. Saccharose und ihre Spaltprodukte kommen im Honigtau immer vor neben einer wechselnden Zahl verschiedener Oligosaccharide. In einer Arbeit über die Carbohydrasen des Verdauungstraktes mehrerer Blattlausarten hat Duspiva (1955) die Kohlenhydrate im Honigtau besonders eingehend untersucht. Die bei der Spaltung frei werdende Glukose wird in 1,4- wie in 1,6-Bindung zu immer längeren Ketten zusammengefügt, oder an das Glucoseende des Rohrzuckers übertragen. Auf diese Weise entstehen zwei reduzierende und eine nicht

reduzierende Serie homologer Oligosaccharide, die alle bis zum Pentasaccharid führen können und im Honigtau ausgeschieden werden. Die Syntheseprodukte sind aber nicht in jedem Honigtau so zahlreich. *Tuberolachnus* (MITTLER 1958) und ebenso *Lachnus roboris* (MICHEL 1942) scheiden außer Saccharose und ihren Spaltprodukten nur noch Melecitose aus.

Der Honigtau der verwendeten vier Blattlausarten enthielt Saccharose und neben wenig Glukose auffallend viel Fruktose, die in den Aufbau der Oligosaccharide nicht mit eingeht. Bei den beiden *Dactynotus*-Arten konnten außerdem vier nicht reduzierende Oligosaccharide, bei den *Aphis*-Arten nur je ein nicht reduzierendes Oligosaccharid nachgewiesen werden. Die Kohlenhydratsynthese ist aber, wie sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte, weitgehend von der herrschenden Temperatur abhängig. Die bisher erwähnten Ergebnisse beziehen sich auf Honigtau, der bei $+20^0$ C gesammelt wurde. Werden die Tiere bei $+15^0$ C gezüchtet, so scheiden sie außer den Spaltprodukten der Saccharose nur solche Zucker aus, die mit dem Siebröhrensaft aufgenommen wurden. Im Honigtau von *D. henrichi* konnte nicht ein einziges Syntheseprodukt nachgewiesen werden, wenn die Temperatur im Zuchtraum $+15^0$ C betrug. Das gilt nicht nur für diese Art, auch die auf *Vicia faba* lebende *Megoura viciae*, die für diesen Versuch herangezogen wurde, reagierte in der gleichen Weise auf eine Temperatursenkung. Der Honigtau dieser Blattlaus enthält bei $+20^0$ C 3 oder 4 Oligosaccharide, die bei $+15^0$ C vollständig fehlen, so daß auf dem Chromato gramm kein Kohlenhydrat erscheint, das langsamer wandert als Saccharose. Da der Einfluß der Temperatur auf die Zahl der ausgeschiedenen Zucker bisher nicht bekannt war wird in vielen Arbeiten über den Honigtau die Temperatur überhaupt nicht erwähnt.

b) Die Aminosäuren. An N-Verbindungen ist der Honigtau sehr reich. Er enthält 23 verschiedene Aminosäuren bei *Acyrthosiphon pisum* (auf Erbse, AUCLAIR 1959), 22 bei *Myzus circumflexus* (auf Kartoffel, MALTAIS und AUCLAIR 1952), 18 bei *Brevicoryne brassicae* (auf Kohlrübe, LAMB 1959), um nur einige Beispiele zu nennen. Daneben erscheint die Zahl von nur 10 Aminosäuren, die von *Tuberolachnus* maximal ausgeschieden werden, geradezu gering. Auch bei den beiden *Dactynotus*- und *Aphis*-Arten enthält der Honigtau zahlreiche Aminosäuren, es sind 17 bzw. 18 solange die Wirtspflanze wächst und die Blühperiode noch nicht abgeschlossen ist. Das Muster ist bei den vier Arten sehr ähnlich und die Unterschiede beziehen sich lediglich auf zwei Aminosäuren.

Glycin kommt nur im Honigtau von *A. acanthi* vor und wird beim Abbau des schon beim Siebröhrensaft erwähnten Peptides, das im Honig-

tau ebenfalls erscheint, frei. Das Vorkommen einer entsprechenden Peptidase ist anzunehmen. Die zweite Aminosäure, die nicht bei allen Arten gefunden wurde, ist die γ-Aminobuttersäure, die nur von *D. henrichi* und *A. evonymi* ausgeschieden wird. Sie fehlt im Siebröhrensaft der Pflanzen, auf denen die Läuse gezüchtet wurden und damit erhebt sich die Frage nach ihrer Herkunft. Man könnte annehmen, daß ihre Konzentration im Siebröhrensaft unter der Nachweisgrenze liegt und sie im Honigtau angereichert ist, denn das Mengenverhältnis von Siebröhrensaft und Honigtau betrug in fast allen Untersuchungen 1:4. Aus der Annahme würde weiter folgen, daß die γ-Aminobuttersäure, die leicht wasserlöslich ist, als einzige von den Aminosäuren nicht resorbiert würde. Das ist wenig wahrscheinlich. Zudem wurden, in einem Fall statt 5 mm³, 9 mm³ Siebröhrensaft von *Centaurea* für ein Chromatogramm verwendet, die mit 10 mm³ Honigtau ihres Schmarotzers, *D. henrichi*, verglichen werden können. Der Honigtau wurde einige Stunden vor dem Rüsselschneiden gesammelt, und der Siebröhrensaft während der folgenden 3 Tage gewonnen. Auf dem eindimensionalen, mit Ninhydrin besprühten Chromatogramm des Honigtaus war die γ-Aminobuttersäure als violette Bande sehr deutlich zu sehen, während auf dem zweidimensionalen Chromatogramm des Siebröhrensaftes an der entsprechenden Stelle keinerlei Farbreaktion eintrat. Eine andere Möglichkeit wäre, daß die γ-Aminobuttersäure erst im Darm auf dem üblichen Bildungsweg durch Decarboxylierung der Glutaminsäure, die im Siebröhrensaft immer vorkommt, entsteht.

Eine Aminosäure, die im Honigtau aller vier Arten fehlt, ist das Methioninsulfoxyd. Es kommt im Siebröhrensaft der Wirtspflanzen, wie schon erwähnt, nur in Spuren vor und konnte nicht in allen analysierten Proben nachgewiesen werden. In den wenigen Fällen, in denen das Methioninsulfoxyd im Siebröhrensaft enthalten war, fehlen Analysen von gleichzeitig gesammeltem Honigtau. Abgesehen von der γ-Aminobuttersäure und dem Methioninsulfoxyd enthält der Honigtau dieselben Aminosäuren wie der Siebröhrensaft, wie ein Vergleich der Tabellen 3 und 4 zeigt.

Geradezu ein Abbild des Siebröhrensaftes ist der Honigtau bei dem von MITTLER (1953) untersuchten Objekt: Alle Aminosäuren, die im Siebröhrensaft der Wirtspflanze, *Salix acutifolia*, enthalten sind, kommen auch im Honigtau des Schmarotzers vor, und da keine Aminosäure bevorzugt resorbiert wird bleibt auch das Mengenverhältnis der Säuren das gleiche. Bei den *Dactynotus*- und *Aphis*-Arten wird dagegen das Glutamin viel stärker resorbiert als die anderen Aminosäuren. Es bildet im Chromatogramm des Siebröhrensaftes den größten und am intensivsten gefärbten Fleck, rangiert im Honigtau aber erst an fünfter oder sechster Stelle.

Tabelle 4. *Die Aminosäuren im Honigtau*

Aminosäure	Tier auf Pflanze			
	Aphis acanthi (Cirsium)	*Aphis evonymi (Rumex)*	*Dactynotus henrichi (Centaurea)*	*Dactynotus trachelii (Campanula)*
Alanin	+	+	+	+
γ-Aminobuttersäure	−	+	+	−
Arginin	+	+	+	+
Asparagin	+	+	+	+
Asparaginsäure	+	+	+	+
Cystin	+	+	+	+
Glutamin	+	+	+	+
Glutaminsäure	+	+	+	+
Glycin	+	−	−	−
Histidin	+	+	+	+
Leucin/Isoleucin	+	+	+	+
Lysin	+	+	+	+
Methioninsulfoxyd	−	−	−	−
Phenylalanin	+	+	+	+
Prolin	+	+	+	+
Serin	+	+	+	+
Threonin	+	+	+	+
Tyrosin	+	+	+	+
Valin	+	+	+	+
Peptid (glycinhaltig)	+	−	−	−

+ nachgewiesen; − nicht nachgewiesen.

Während der Darmpassage werden 65—70% der mit Ninhydrin reagierenden Substanzen, bei denen es sich fast ausschließlich um Aminosäuren handelt, resorbiert und das entspricht gut den von MITTLER gefundenen Werten, die bei einem mittleren Stickstoffgehalt des Siebröhrensaftes zwischen 55 und 69% liegen.

Honigtau läßt sich leichter gewinnen als Siebröhrensaft und ist darum auch viel öfter untersucht worden. Es war eine bisher offene Frage; ob es zulässig sei, aus dem Vorkommen bestimmter Stoffe im Honigtau auf ihr Vorkommen im Siebröhrensaft zu schließen. Nach den jetzt vorliegenden Erfahrungen bei insgesamt fünf Objekten läßt sich darauf eine Antwort geben: Zur Orientierung über die Art und Menge der Aminosäuren im Siebröhrensaft ist die Untersuchung des Honigtaus, der das Aminosäuremuster des Saftes mit nur geringer, und bei *Tuberolachnus* sogar ohne Verzerrung widerspiegelt, durchaus geeignet. In bezug auf die Zucker ist ein entsprechendes Vorgehen nicht möglich.

V. Schlußbetrachtung

Beim Vergleich von aufgenommenem Siebröhrensaft und ausgeschiedenem Honigtau ergeben sich große Unterschiede hinsichtlich der Nutzung der Kohlenhydrate und der N-Verbindungen. Die Zucker werden kaum resorbiert und beinahe vollständig wieder ausgeschieden

(Mittler 1958), die Aminosäuren aber zum größeren Teil zurückgehalten, obwohl der Siebröhrensaft viel mehr Zucker als Aminosäuren enthält. Diese selektive Nutzung läßt sich nicht nur damit erklären, daß die Saccharose erst gespalten werden muß, die Aminosäuren aber als solche resorbierbar sind. Auch die verschiedene Geschwindigkeit der Verwertung erscheint als Erklärung nicht ausreichend. Der Kohlenhydratbedarf ist bei dem niedrigen Betriebsstoffwechsel selbstverständlich gering. Die Tiere bewegen sich wenig; sie verlassen den einmal gewählten Platz selten spontan, erst bei stärkerer Störung und haben bei der Nahrungsaufnahme keine Muskelarbeit zu leisten. Die häufigste Bewegung ist das Hochstellen des Abdomens beim Ausspritzen eines Honigtautropfens. Der Baustoffwechsel aber ist bei der starken Vermehrung sehr hoch und der Bedarf an N-Verbindungen groß. Ungeflügelte *Tuberolachnus* setzen täglich $^1/_{10}$ ihres N-Bestandes als Nachkommenschaft ab.

An kohlenhydrat-spaltenden Fermenten sind die Blattläuse arm. Alle von Duspiva (1955) untersuchten fünf Arten verfügten über eine α-Glukosidase, zwei davon über eine α-Galaktosidase, die Raffinose zu Galaktose und Saccharose abbaut. Rohrzucker wird im Magen überaus langsam, gut im Dünndarm, und besonders stark in seinem hinteren Abschnitt gespalten. Dadurch werden die Strecke und auch die Zeit, die für die Resorption der Spaltprodukte zur Verfügung stehen, verkürzt.

Die Carbohydrasen sind aber nicht nur zur Spaltung, sondern auch zur Synthese befähigt. Dabei wird der größere Teil der freien Glukose in nicht resorbierbare Oligosaccharide übergeführt und damit ihrer Resorption wirksam entgegengearbeitet. Die Fruktose wird allerdings in die Synthese nicht einbezogen und trotzdem beinahe vollständig wieder ausgeschieden.

Die N-Verbindungen im Siebröhrensaft sind zum größten Teil freie Aminosäuren, die leicht resorbiert werden. Proteine konnten weder von Mittler, noch in den vorliegenden Untersuchungen nachgewiesen werden. Bei Laubbäumen kommen im Siebröhrensaft regelmäßig geringe Eiweißmengen vor, die nach Ziegler (1956) aber ursprünglich nicht darin enthalten sind, sondern vermutlich aus dem Siebröhrenplasma stammen, das beim Einschneiden in die Safthaut verletzt wird. Peptide scheinen im Siebröhrensaft meist zu fehlen: Mittler hat bei *Salix* keine Peptide gefunden und bei den vier Krautgewächsarten enthielt nur der Siebröhrensaft von *Cirsium* ein einzelnes Peptid. Man würde daher annehmen, daß die Aphiden keine eiweißspaltenden Fermente besitzen und nur einzelne Arten über Peptidasen verfügen. Aber die Dinge liegen völlig anders: Bramstedt (1948) hat bei fünf Aphidenarten hochwirksame Proteinasen, eine katheptische und eine tryptische Komponente nachgewiesen; beide werden im Magen, der als einziger Darm-

abschnitt Drüsenzellen enthält, sezerniert. Die tryptische Komponente gelangt erst im Dünndarm zu voller Wirksamkeit, da sich hier ihr pH-Optimum findet. Eine Dipeptidase, die Glycyl-Tyrosin spaltet, kommt ebenfalls im Magen vor.

Fermente, für die kein Bedarf besteht, werden im Organismus nicht gebildet und es fragt sich daher, welche Bedeutung den Proteinasen bei den Aphiden zukommen könnte. Untersucht man den Verdauungstrakt[1], so fällt einem der Mageninhalt besonders auf: Die Nahrung ist eine wasserklare Flüssigkeit und enthält niemals feste Bestandteile, der Magen aber ist immer angefüllt mit opaken, unregelmäßigen Konkrementen verschiedener Größe.

Die Konkremente sind wasserunlöslich und fehlen in den anderen Darmabschnitten, sowie im Oesophagus. Bei vorsichtigem Aufschlitzen des Magens lassen die Konkremente sich leicht isolieren. Sie wurden nach gründlichem Waschen in Wasser einer HCl-Hydrolyse unterworfen und chromatographiert. Auf dem Papier konnte eine große Zahl von Aminosäuren nachgewiesen werden und zwar die gleichen, die im Siebröhrensaft der Wirtspflanzen vorkommen und im Honigtau ausgeschieden werden. Man muß daraus schließen, daß die Proteinasen wie die Carbohydrasen der Aphiden zu Synthesen befähigt sind und die Bedeutung der eiweiß-spaltenden Fermente könnte darin liegen, die Aminosäuren aus dem Nahrungsstrom abzufangen und zu wasserunlöslichem Protein zu synthetisieren. Damit würde verständlich, daß über die Hälfte oder zwei Drittel der Aminosäuren zurückgehalten werden, während die Zucker fast vollständig hinauswandern. Über das weitere Schicksal der Konkremente läßt sich vorerst nichts sagen. Die Tiere könnten die Nahrungsaufnahme vorübergehend unterbrechen; dabei würde sich das Gleichgewicht zugunsten der freien Aminosäuren verschieben und der Abbau der Konkremente könnte einsetzen. Eine Antwort darauf wird sich vielleicht nach weiteren Experimenten geben lassen.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Es wird eine Ergänzung zur Aphidenmethode von MITTLER beschrieben, mit der die Gewinnung von Siebröhrensaft über den Blattlausrüssel auch bei Krautgewächsen möglich ist.

2. Die tägliche Ausbeute an Siebröhrensaft betrug bei den vier untersuchten Pflanzenarten 2,0—4,5 mm^3. Der Saft konnte über den gleichen Rüssel meist 2—4 Tage hindurch gewonnen werden, in einzelnen Fällen aber viel länger und maximal bis zu 10 Tagen bei unveränderter Tagesmenge und Zusammensetzung des Saftes.

[1] Die folgenden Arten wurden präpariert: *Aphis fabae* SCOP., *A. sambuci* L., *A. acanthi* SCHRK. und *Aphis evonymi* F.

3. Die Siebröhrensäfte der vier Arten unterscheiden sich nicht in den Zuckern und nur wenig in den N-Verbindungen. Der wichtigste Zucker ist die Saccharose; daneben kommen zwei weitere Zucker, jedoch nur in Spuren, vor. Der Zuckergehalt der Siebröhrensäfte, der praktisch der Saccharosekonzentration entspricht, beträgt 10—15%.

Proteine und Peptide fehlten in den Siebröhrensäften regelmäßig mit Ausnahme von *Cirsium arvense*, bei der ein einzelnes Peptid vorkommt. Die N-Verbindungen bestehen fast ausschließlich aus freien Aminosäuren, deren Zahl 17 bzw. 18 beträgt.

4. Der Honigtau enthält eine Anzahl Zucker und viele Aminosäuren. Bei höherer Temperatur wird eine größere Zahl von Zuckern ausgeschieden als bei niederer Temperatur. Bei +15° C enthält der Honigtau außer den Spaltprodukten der Saccharose nur solche Zucker, die mit dem Siebröhrensaft aufgenommen wurden, bei +20° C aber außerdem mehrere Oligosaccharide, die im Darm synthetisiert werden.

Die Gesamtmenge der Aminosäuren ist im Honigtau immer viel geringer als im Siebröhrensaft, das Aminosäuremuster dagegen stimmt mit demjenigen des Saftes weitgehend überein.

Literatur

Auclair, J. L.: Honeydew excretion in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. J. Insect Physiol. **2** (1959).

— Feeding and excretion by the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*, reared on different varieties of peas. Entomol. exp. appl. **2** (1959).

Banks, C. J., and H. L. Nixon: The feeding and excretion rates of *Aphis fabae* on *Vicia faba*. Entomol. exp. appl. **2** (1959).

Duspiva, F.: Enzymatische Prozesse bei der Honigtaubildung der Aphiden. Zool. Anz. Suppl. **18** (1955).

Fink, R.: Morphologische und physiologische Untersuchungen an den intrazellularen Symbionten von *Pseudococcus citri*. Z. Morphol. u. Ökol. Tiere **41** (1952).

Geinitz, B.: Die Entstehung des Tannenhonigs. Arch. Bienenk. **11** (1930).

Gontarski, H.: Beitrag zur Honigtaufrage. Z. angew. Entomol. **27** (1940).

Gorbach, G.: Vorkommen, Gewinnung und Verwertung der Melezitose. 72. Wanderverslg der Bienenwirte dtsch. Zunge, Innsbruck, 1937.

Kalyankar, G. D., and E. E. Snell: Differentiation of amino-acids and amines by non-enzymatic transamination on paper chromatogram. Nature (Lond.) **180** (1957).

Lamb, K. P.: Composition of the honey-dew of the aphid Brevicoryne brassicae feeding on swedes (*Brassica napobrassica*). J. Insect Physiol. **3** (1959).

Lindemann, Ch.: Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. Z. vergl. Physiol. **31** (1949).

Maltais, J. B., and J. L. Auclair: Occurence of amino acids in the honey-dew of the crescent-marked lily aphid *Myzus circumflexus*. Canad. J. Zool. **30** (1952).

Matthias, W.: Über eine einfache Methode für papierchromatographische Untersuchungen (Keilstreifenverfahren). Naturwissenschaften **43** (1956).

Michel, E.: Beiträge zur Kenntnis von *Lachnus roboris*, einer wichtigen Honigtauerzeugerin an der Eiche. Z. angew. Entomol. **29** (1942).

MITTLER, T. E.: Amino-acids in Phloem sap and their excretion by aphids. Nature (Lond.) **172** (1953).
— Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus*. I. The uptake of phloem sap. J. exp. Biol. **34** (1957).
— II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honey-dew. J. exp. Biol. **35** (1958).
— III. The nitrogen economy. J. exp. Biol. **35** (1958).
PANT, N. C., P. GUPTA and J. K. NAJAR: Physiology of intracellular symbiontes of *Stegobium paniceum* L. with special reference to amino acid requirements of the host. Experientia (Basel) **16** (1960).
PEEL, A. J., and P. E. WEATHERLEY: Composition of sieve tube sap. Nature (Lond.) **184** (1959).
SANGER, F., and H. TUPPY: The amino-acid sequence in the Phenylalanyl chain of insulin. Biochem. J. **49** (1951).
SOEST, W. VAN, and V. DE MEESTERS-MANGER CATS: Does the aphid *Myzus persicae* imbibe tobacco mosaic virus? Virology **2** (1956).
TOTH, L., A. WOLSKY u. E. BATORI: N-Bindung aus der Luft bei den Aphiden und bei den Homopteren. Z. vergl. Physiol. **30** (1942).
— — u. E. BATYKA: N-Assimilation aus der Luft bei den Rhynchoten (Insecta). Z. vergl. Physiol. **30** (1942).
TREVELYAN, W. E., D. P. PROCTER and J. S. HARRISON: Detection of sugars on paper chromatogramms. Nature (Lond.) **166** (1950).
WANNER, H.: Die Zusammensetzung des Siebröhrensaftes: Kohlenhydrate. Ber. schweiz. bot. Ges. **63** (1953).
ZIEGLER, H.: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta (Berl.) **47** (1956).
ZIMMERMANN, M. H.: Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. Plant Physiol. **32** (1957).

Dr. MADELEINE VON DEHN, Zoologisches Institut der Universität, München 2, Luisenstraße 14

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Knappe, klare Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text; sie sind auf einem gesonderten Blatt dem Manuskript beizufügen. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

Die *Beschriftung* der Abbildungen mit Buchstaben und/oder Ziffern erfolgt durch den Verlag. Die Hinweise hierfür sollen keinesfalls in der Abbildung selbst, sondern auf einem darüberliegenden, transparenten Deckblatt angegeben werden. Dort sind auch Abstriche oder gewünschte Bildausschnitte zu bezeichnen. Hinweispfeile oder -linien sind ebenfalls auf dem Deckblatt anzubringen, wobei die Endpunkte durch Einstich mit einer feinen Nadel auf der darunterliegenden Originalvorlage fixiert werden sollen. Es empfiehlt sich ferner, auf dem Deckblatt wichtige Abbildungspartien zu kennzeichnen, damit die Kunstanstalt bei der Ätzung ihr besonderes Augenmerk darauf richten kann.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

MITTLER, T. E.: Amino-acids in Phloem sap and their excretion by aphids. Nature (Lond.) **172** (1953).
— Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus*. I. The uptake of phloem sap. J. exp. Biol. **34** (1957).
— II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honey-dew. J. exp. Biol. **35** (1958).
— III. The nitrogen economy. J. exp. Biol. **35** (1958).
PANT, N. C., P. GUPTA and J. K. NAJAR: Physiology of intracellular symbiontes of *Stegobium paniceum* L. with special reference to amino acid requirements of the host. Experientia (Basel) **16** (1960).
PEEL, A. J., and P. E. WEATHERLEY: Composition of sieve tube sap. Nature (Lond.) **184** (1959).
SANGER, F., and H. TUPPY: The amino-acid sequence in the Phenylalanyl chain of insulin. Biochem. J. **49** (1951).
SOEST, W. VAN, and V. DE MEESTERS-MANGER CATS: Does the aphid *Myzus persicae* imbibe tobacco mosaic virus? Virology **2** (1956).
TOTH, L., A. WOLSKY u. E. BATORI: N-Bindung aus der Luft bei den Aphiden und bei den Homopteren. Z. vergl. Physiol. **30** (1942).
— — u. E. BATYKA: N-Assimilation aus der Luft bei den Rhynchoten (Insecta). Z. vergl. Physiol. **30** (1942).
TREVELYAN, W. E., D. P. PROCTER and J. S. HARRISON: Detection of sugars on paper chromatogramms. Nature (Lond.) **166** (1950).
WANNER, H.: Die Zusammensetzung des Siebröhrensaftes: Kohlenhydrate. Ber. schweiz. bot. Ges. **63** (1953).
ZIEGLER, H.: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta (Berl.) **47** (1956).
ZIMMERMANN, M. H.: Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. Plant Physiol. **32** (1957).

Dr. MADELEINE VON DEHN, Zoologisches Institut der Universität,
München 2, Luisenstraße 14

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Knappe, klare Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text; sie sind auf einem gesonderten Blatt dem Manuskript beizufügen. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

Die *Beschriftung* der Abbildungen mit Buchstaben und/oder Ziffern erfolgt durch den Verlag. Die Hinweise hierfür sollen keinesfalls in der Abbildung selbst, sondern auf einem darüberliegenden, transparenten Deckblatt angegeben werden. Dort sind auch Abstriche oder gewünschte Bildausschnitte zu bezeichnen. Hinweispfeile oder -linien sind ebenfalls auf dem Deckblatt anzubringen, wobei die Endpunkte durch Einstich mit einer feinen Nadel auf der darunterliegenden Originalvorlage fixiert werden sollen. Es empfiehlt sich ferner, auf dem Deckblatt wichtige Abbildungspartien zu kennzeichnen, damit die Kunstanstalt bei der Ätzung ihr besonderes Augenmerk darauf richten kann.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Ergebnisse der Physiologie, biologischen Chemie und experimentellen Pharmakologie

Herausgegeben von K. KRAMER, Göttingen · O. KRAYER, Boston · E. LEHNARTZ, Münster i. W. · A. VON MÜRALT, Bern · H. H. WEBER, Heidelberg

Band 51

Mit 106 Abbildungen und 3 Porträts. VI, 469 Seiten (6 Beiträge in deutscher und 2 Beiträge in englischer Sprache) Gr.-8°. 1961. DM 98,—

INHALTSVERZEICHNIS

Nachruf auf K. U. Linderstrøm-Lang†. Von F. DUSPIVA, Heidelberg · Nachruf auf Otto F. Ranke†. Von W. D. KEIDEL, Erlangen · Nachruf auf Ulrich Ebbecke†. Von H. SCHAEFER, Heidelberg · Pyridine Nucleotide Dependent Metallodehydrogenases. By B. L. VALLEE and F. L. HOCH, Boston/Mass., USA · Über die verschiedenen molekularen Mechanismen der Bewegungen von Zellen. Von H. HOFFMANN-BERLING, Heidelberg · Elektrophysiologie der Herzmuskelfaser. Von W. TRAUTWEIN, Salt Lake City/Ut., USA · Extrakardiale Digitaliswirkungen. Von L. LENDLE, Göttingen, und H. MERCKER, Stolberg/Rhld. · The Mechanism of Synaptic Transmission. By J. C. ECCLES, Canberra, Australia · Namen- und Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A G., Würzburg
Printed in Germany